
EST 1887
B. LOGIN & SON
MEDICAL
PERIODICALS
AND BOOKS
29 EAST 21ST ST
NEW YORK
BLS

ANATOMISCHE HEFTE.

ERSTE ABTEILUNG.

ARBEITEN AUS ANATOMISCHEN INSTITUTEN.

39. BAND (117., 118., 119. HEFT).

ANATOMISCHE HEFTE.

MARINE BIOLOGICAL LABORATORY
LIBRARY
WOODS HOLE, MASS.

BEITRÄGE UND REFERATE

ZUR

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

UNTER MITWIRKUNG VON FACHGENOSSEN

HERAUSGEGEBEN VON

FR. MERKEL
O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN GÖTTINGEN.

UND

R. BONNET
O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN BONN.

ERSTE ABTEILUNG.

ARBEITEN AUS ANATOMISCHEN INSTITUTEN.

39. **BAND** (117., 118., 119. HEFT.)

MIT 59 TAFELN UND 36 FIGUREN IM TEXTE.

WIESBADEN.
VERLAG VON J. F. BERGMANN.
1909.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht in alle Sprachen vorbehalten.



Druck der Königl. Universitätsdruckerei H. Stürtz A. G., Würzburg.

Inhalt.

187780

VERGLEICHENDE UNTERSUCHUNGEN

ÜBER DIE

EPIDERMIS DER VERTEBRATEN.

VON

FRANZ KARL STUDNIČKA,
BRÜNN.

Mit 10 Textfiguren und 108 Figuren auf den Tafeln 1/15.

Inhaltsverzeichnis.

II. Allgemeiner Teil.

Einleitung.

Durch Renaut (1886) wurde der Begriff eines Exoplasmas auf dem Felde der Metazoenhistologie in einem ganz bestimmten Sinne angewendet. In seinem „Traité d'histologie" (1893—98) bezeichnet Renaut mit diesem Namen die Substanz der Zellmembranen und verschiedener Cuticulen der Epithelzellen und jene der Knorpelkapseln des Knorpelgewebes in der Voraussetzung, dass es sich in ihnen um Modifikationen und zwar um verhärtete Corticalschichten des Zellplasmas handelt. Nach ihm, und sicher auch nicht ohne Einfluss von seinen Schriften, hat später F. C. C. Hansen (1899) den Begriff des Exoplasmas (Ectoplasma) in einem noch allgemeineren Sinne gefasst. Er versteht darunter auch die peripheren Schichten der jungen fibrillenbildenden Knorpelzellen, und vertritt offen die Ansicht, dass man die Knorpelgrundsubstanz und ähnlich diejenige des Bindegewebes für ein gemeinschaftliches Exoplasma der dazu gehörenden Zellen halten könnte. Nach seiner Meinung entsteht die Grundsubstanz nicht anders als durch Differenzierung des ursprünglichen, fibrillenbildenden Protoplasmas, welches sich dann nur in der Form des Endoplasmas, der Knorpel- resp. Bindegewebszellen im Gewebe erhält.

Das Prinzip der Hansenschen Auffassung war durchaus nicht neu. Schon in den 60er Jahren hat Max Schultze,

damals mit sehr wenig Erfolg, die Grundsubstanz für Umwandlungsprodukt des Zellplasmas erklärt, und ähnliche Ansichten wurden auch von anderen Seiten, in England von Beale, bei uns von Heitzmann, ausgesprochen. Trotzdem darf man die Verdienste Hansens nicht im geringsten unterschätzen. Die Schultzeschen Deutungen, die ausserdem durch keine gewichtigeren Beweise gestützt wurden — von denen der anderen Autoren spreche ich hier nicht —, waren zu der Zeit schon ganz der Vergessung anheimgefallen, und dazu hat Hansen die Sache vollkommen neu, der Zeit entsprechend, formuliert. Mit Hansen beginnt in der Tat eine neue Ära in der Grundsubstanzforschung und man kann nicht sagen, dass seit der Zeit Tatsachen bekannt geworden wären, die gegen die oben erwähnte Schultze-Hansensche Auffassung sprechen würden. Dagegen hat die Nomenclatur, die Einführung des Namens „Exoplasma" auf unser Gebiet an einigen Seiten ein Befremden erregt; man wollte diesen Begriff eben nur auf die ursprüngliche engere Bedeutung, wie ihn zuerst Haeckel angewendet hat, begrenzen.

Ich selbst habe schon im Jahre 1897 in einer vom Baue des Chordagewebes handelnden Arbeit den Namen „Exoplasma" für die äussere feste Schichte der Chordazellen, also ganz im Renautschen Sinne angewendet. Untersuchungen über das Knorpelgewebe der Cyclostomen, mit denen ich damals ebenfalls beschäftigt war, nötigten mich dazu, über das gegenseitige Verhalten des Exoplasmas und der Grundsubstanz in beiden der genannten Gewebe weiter nachzudenken, und da ist mir die oben erwähnte Hansensche Abhandlung (1899) in die Hände gekommen, in der ich die Ansicht von der direkten Analogie beiderlei Substanzen, welche ich im Jahre 1897 noch nicht anerkennen wollte, offen ausgesprochen vorfand. Untersuchungen über Epithelgewebe, dessen Protoplasmafasern und dessen gewisse Modifikationen (aus Sternzellen

bestehende Epithelgewebe) bestätigten mir gleichzeitig noch deutlicher die Richtigkeit dieser Ansichten, und so entstand im Jahre 1902 eine kleine Schrift „Die Analogien der Protoplasmafaserungen der Epithel- und Chordazellen mit Bindegewebefasern" (1902, b), in der ich mich zu der Exoplasmalehre offen bekannt habe. Zu derselben Zeit ist im „American Journal of Anatomy" eine Abhandlung von Mall erschienen, in der auch, jedoch wieder von einem ganz anderen Standpunkte aus als von Hansen und als von mir die Exoplasmanatur der Grundsubstanzen aller wichtigeren Grundsubstanzgewebe vertreten wurde. Meine „Untersuchungen über das Knorpel-, Vorknorpel- und Chordagewebe" habe ich ebenfalls in diesem Jahre beendigt, doch sind dieselben erst 1903 im Drucke erschienen. Eine kleinere Abhandlung, in der ich die Ansichten vom Exoplasma und Grundsubstanz an schematischen Abbildungen zu verdeutlichen suchte, erschien etwas früher im Anatomischen Anzeiger (1903, c).

Seit der Zeit, die ich hier erwähnt habe, also seit 1902 resp. 1903 — im letzteren Jahre hat auch Hansen seine umfangreiche, früher im dänischen Originaltexte (1900) nur wenigen bekannte Knorpelarbeit veröffentlicht — wurde eine Reihe von Arbeiten publiziert, die sich mit verschiedenen Grundsubstanzgeweben beschäftigten. Manche dieser Arbeiten, ich nenne hier z. B. diejenigen von Schaffer (1905), verhalten sich zwar ablehnend zu der neuen Lehre und zu der betreffenden Nomenclatur, aber auch in ihnen wird die Grundsubstanz als eine im ganzen selbständige und vor allem nicht tote Masse aufgefasst und ihre Entstehung durch Protoplasmaumwandlung wenigstens teilweise angenommen. Schon dies bedeutet einen grossen Fortschritt, denn bisher hielt man die Grundsubstanzen

[1]) Ganz merkwürdig kontrastieren mit dieser alten Annahme die damals weiter nicht verwerteten Resultate einiger Forscher, welche (Strasser z. B.) bereits in den achtziger Jahren ganz richtig erkannt haben, dass die Knorpelgrundsubstanz eine plasmatische Anlage besitzt.

meistens einfach für passive Secrete der Zellen. Andere, so früher schon Flemming und Spuler, um einige zu nennen, liessen zwar die Bindegewebsfibrillen im Zellplasma entstehen, sprachen sich jedoch nicht weiter über die Bedeutung der Grundsubstanz aus. Von den neuesten Arbeiten verdienen jene v. Korffs (1906) eine besondere Erwähnung. In ihnen wird auch für das Knochen- und Dentingewebe eine Auffassung vertreten, die sich, wie ich später (1907) zeigte, ohne weiteres mit der Lehre von Hansen in Übereinstimmung bringen lässt. Auch die Arbeiten von Szili (1904, 1908), in denen für die jüngsten Entwickelungsstadien deutlicher als je früher die plasmatische Basis der Grundsubstanzen nachgewiesen wurde, verdienen da schliesslich Erwähnung.

Die Exoplasmalehre, um die es sich handelt, braucht vor allem eine sichere Grundlage. Es handelt sich in ihr um dreierlei Sachen: Erstens darum, ob die allererste Anlage der verschiedenen Grundsubstanzen wirklich plasmatisch ist, zweitens darum, ob es sich in ihnen auch später um verändertes Protoplasma handelt, und ob dieses den früher im ganz engen Sinne angewendeten Namen „Exoplasma“ tragen darf und schliesslich darum, ob die Grundsubstanzen einmal fertig, auch selbständig leben können, oder ob sie von den Zellen, von denen sie abstammen, vollkommen abhängig sind. Von allen diesen Fragen wird uns die zweite besonders interessieren, denn nach ihr muss sich ja die Nomenclatur richten.

Ich selbst habe mich mit der Frage der Analogie der wirklichen „Exoplasmen“ mit Grundsubstanzen bereits einmal (1903, b) beschäftigt, und zwar habe ich damals den Knorpel, also einen der schönsten Typen der Grundsubstanzgewebe mit dem Gewebe der Chorda dorsalis verglichen, dessen Zellen ein wirkliches Exoplasma besitzen. Seit der Zeit fühlte ich immer deutlicher, dass man da neben dem Chordagewebe auch das Epithelgewebe, welches ja, was die Exoplasmen betrifft, viel

ursprünglichere Verhältnisse aufweist, noch mehr in Vergleich ziehen sollte, als es bisher geschehen ist. Das Epithelgewebe habe ich jedenfalls mehrmals in meinen Arbeiten und zwar auch vom Standpunkte der Exoplasmalehre besprochen, doch handelte es sich immer entweder nur um Einzelheiten oder um bestimmte Epithelarten (1899, 1902, 1903). In folgender Abhandlung, in der ich die Lücke, die da wirklich besteht, nach meinen Kräften auszufüllen suchte, soll jetzt eine systematische Untersuchung über das Exoplasma und die mit ihm immer zusammenhängenden Tonofibrillen — Protoplasmafasern — enthalten sein.

Zum Objekt meiner Untersuchungen habe ich die Epidermis der Wirbeltiere gewählt und nur gelegentlich habe ich auch das der ersteren ungemein nahestehende Epithel der Mundhöhle (obere Wand derselben) berücksichtigt. Ich werde hier alle jene Teile, welche die mechanischen Aufgaben der Zellen zu besorgen haben und alle jene, die ich für exoplasmatisch halte, besprechen. Speziell sind es die Protoplasmafasern oder, allgemeiner gesagt, „Tonofibrillen" der Zellen, die Zellmembranen, welche diese in der Regel enthalten, Vorrichtungen, welche die Zellen an ihrer freien Oberfläche zu schützen helfen (Deckplatten, Grenzsäume der Aut.) und schliesslich Vorrichtungen, welche zum besseren Verbinden der Epidermiszellen mit dem darunter liegenden Bindegewebe dienen. Die verschiedenen Drüsenzellen, an welche besonders die Epidermis der niederen Vertebraten so reich ist, lasse ich vorerst beiseite und werde erst im zweiten Teile der Arbeit einige von ihnen, besonders die eigentümlichen Kolbenzellen, welche vom Standpunkte der Exoplasmalehre sehr interessant sind, besprechen.

Bei meinen Untersuchungen habe ich womöglich auch auf junge Entwickelungsstadien der Epidermis Rücksicht genommen. Es handelte sich mir darum festzustellen, wie die Tonofibrillen und die übrigen oben erwähnten Gebilde entstehen,

und ob sich da Analogien mit Verhältnissen, die in jungen Grundsubstanzgeweben herrschen, nachweisen liessen.

Das Studium aller dieser Einzelheiten war mit gewissen Schwierigkeiten verbunden. Die Bewältigung des umfangreichen und sehr verschiedenartigen Untersuchungsmateriales war an sich selbst nicht ganz leicht und dazu zeigte es sich notwendig, überall die stärksten Vergrösserungen, welche uns die heutige Mikroskopie zur Disposition stellt, anzuwenden. Bei meinen Untersuchungen habe ich eine achromatische Zeisssche Immersion $^1/_{12}$ und eine apochromatische derselben Firma: 1,5 mit starken Kompensationsokularen angewendet, und zwar immer mit Öl am Kondensor (Kondensor N. Ap. 1,40). Die Anschaffung des Apochromates war mir nur mit der Hilfe einer Subvention, die mir vom löbl. Landesausschusse der Markgrafschaft Mähren (dem ich an dieser Stelle noch besonders meinen Dank ausspreche) erteilt wurde, ermöglicht.

Die Fibrillen und die exoplasmatischen Partien, um die es sich mir bei meinen Untersuchungen gehandelt hat, sind ziemlich resistenzfähig und erhalten sich auch an solchen Objekten, die nicht gerade tadellos fixiert wurden, trotzdem konnte ich mich sehr bald davon überzeugen, dass verschiedene Fixierungsmethoden manchmal recht abweichende Resultate geben. Deshalb war es nötig, mit verschiedenen Methoden fixierte Objekte zur Untersuchung zu wählen, damit eventuelle Fehler möglichst eliminiert werden. Am meisten kamen Sublimat und eine Reihe von Pikrinsäuregemische zur Anwendung. Von Färbungsmitteln habe ich ausser gewöhnlichem Delafieldschem Hämatoxylin (Nachfärbung mit Eosin, nach van Gieson oder mit Orange G) und ausser Saffranin hauptsächlich Heidenhains Eisenhämatoxylin, der in verschiedenen Abstufungen entfärbt wurde, benützt. Die Nachfärbung wurde dann entweder so wie im ersten Falle oder mit Bordeau R. erzielt. Die Plasmastrukturen und besonders die Protoplasma-

faserungen kann man an solchen Präparaten meistens so deutlich zu sehen bekommen, dass ich von der Anwendung spezieller Methoden vollkommen absehen konnte.

Bei der definitiven Bearbeitung meines Themas stand mir eine grosse Anzahl von Präparaten und Aufzeichnungen aus früheren Jahren zur Disposition, denn ich beschäftigte mich mit der Sache mit Unterbrechungen seit längerer Zeit. Sonst habe ich reichhaltiges Material, das ich mir früher schon an den zoologischen Stationen in Triest, Neapel und Bergen gesammelt habe, zur Verfügung gehabt. Eine Reihe von Objekten konnte ich mir ausserdem im vorigen Jahre bei der Gelegenheit meines Aufenthaltes an der k. k. zoologischen Station in Triest anschaffen und frisch zum Zwecke der vorliegenden Arbeit fixieren.

Was die Reihe der untersuchten Tiere betrifft, so sollen hier wenigstens die wichtigsten Typen genannt werden:

Leptocardier: Amphioxus; erwachsene Exemplare und junge Tiere.

Cyclostomen: Myxine glutinosa, Petromyzon. Vom letzteren erwachsene Tiere, Larven und Embryone verschiedenen Entwickelungsgrades.

Holocephalen: Chimaera monstrosa. Nur das Epithel der Mundhöhle, welches ich vor einiger Zeit schon anderswo (1903) beschrieben habe.

Selachier: Hauptsächlich erwachsene Tiere von Acanthias, Mustelus, Spinax, Scyllium, Raja und Torpedo. Von Spinax und Acanthias standen mir auch ältere, von Pristiurus ganz junge Embryonen zur Disposition.

Ganoiden: Embryone von Acipenser; erwachsene Tiere.

Teleostier: Eine grosse Reihe von Formen. Ganz besonders Anguilla, Amiurus, Cobitis, Lebias. (Näheres im Texte).

Amphibien: Von Urodelen: Larven von Triton und Salamandra und erwachsene Salamandra; Diemyctylus. — Von

Anuren: Larven aller unserer Anurengattungen und erwachsene Rana und Bufo.

Reptilien und Vögel: Wurden nur nebenbei berücksichtigt. Von ersteren z. B. Cistudo, Pelias, Lacerta, Tropidonotus. Von Lacerta und Tropidonotus auch Embryone.

Säugetiere: Besonders wurde Epidermis von Mus, Cavia, Bos an Embryonen, weiter die dicke epidermale Anlage der Hufe von Bos und Equus an jungen Feten dieser Tiere und die fertige Epidermis an Mus, Cavia untersucht. Vom Menschen standen mir $2^1/_2$ Monate, $3^1/_2$ Monate und 8 Monate alte Feten und ausserdem gut fixierte Partien von Amputationen stammender Epidermispartien der unteren Extremität des erwachsenen Menschen zur Disposition.

I. Specieller Teil.

Typische Epidermiszellen und ihre Strukturen.

I. Amphioxus lanceolatus.

(Taf. 1/2, Fig. 1—15.)

Die Epidermis von Amphioxus hat, wie allgemein bekannt, den Bau eines einschichtigen Epithels, dessen, je nach der Körperstelle, um die es sich handelt, entweder langcylindrische oder cubische Zellen dicht aneinanderliegen und sich mit ihren Seitenwänden fast berühren. Das Aussehen und das gegenseitige Verhalten der Zellen kann auch an gut fixierten Präparaten ziemlich verschieden sein, was dadurch bedingt ist, dass die Zellen leicht schrumpfen und sich voneinander abziehen. Man erhält dann Bilder, wie sie früher meistens ab-

gebildet wurden, und an denen die Zellen in gewissen Abständen voneinander stehen. Neuestens hat Joseph (1902) auf einen Umstand hingewiesen, durch den man sich diese Schrumpfbarkeit der Zellen erklären kann. Die Epidermiszellen enthalten massenhaft kleine oder grössere Kristalloide, deren Substanz beim Fixieren der Objekte leicht aufgelöst und aus der Zelle entfernt werden kann, worauf die Zellen ihren Umfang verkleinern müssen. Auch ich finde, dass die Zellen an solchen Präparaten, an denen die Kristalloide erhalten geblieben sind (vergl. Taf. 1/2 Fig. 5), dichter aneinander liegen, obzwar sie sich meistens auch hier nicht direkt berühren. Für unsere Zwecke ist die Schrumpfung der Zellkörper, soweit sie nicht besonders auffallend ist, eigentlich von Vorteil. Man kann, wenn die Zellen etwas geschrumpft sind, gewisse Eigentümlichkeiten der Epidermis, die Zellbrücken z. B., leichter beobachten als dort, wo die Zellen dicht aneinander gedrängt sind, was ja, nebenbei gesagt, auch durch Schwellung ihrer Körper bedingt sein kann. Die Fixierungsflüssigkeiten, welche die Substanz der Kristalloide aufgelöst haben, brauchten deshalb noch nicht die exoplasmatischen Partien der Zellen, welche ja resistenzfähiger sind als alles übrige, auf eine bemerkbare Weise zu alterieren[1]). Da ich ausserdem verschieden (mit fast allen üblichen Mitteln) fixierte Präparate möglichst sorgfältig miteinander verglichen habe, ehe ich zu den unten besprochenen Resultaten gelangt bin, scheinen mir auffallendere Irrtümer in der Beobachtung ziemlich ausgeschlossen zu sein.

Als „exoplasmatisch“ fasse ich in den Epidermiszellen von Amphioxus und jener Wirbeltiere, die später zur Besprechung kommen sollen, alle jene Teile auf, die zum Schutze des inneren weichen protoplasmatischen Körpers, des Endoplasmas, da sind,

---

1) Vergl. z. B. unsere Taf. 1/2, Fig. 7, die nach einem mit Müllerscher Flüssigkeit konservierten und teilweise macerierten Objekte gezeichnet wurde.

welche die Epidermis oben bedecken, und welche die Epidermiszellen unten am Corium befestigen helfen. Aus Gründen, die später zur Besprechung kommen, rechne ich dazu auch die Intercellularverbindungen des Gewebes. Es handelt sich also um folgende Bestandteile: 1. Die Zellmembran mit ihren Protoplasmafasern und den mit ihr innig zusammenhängenden Zell-

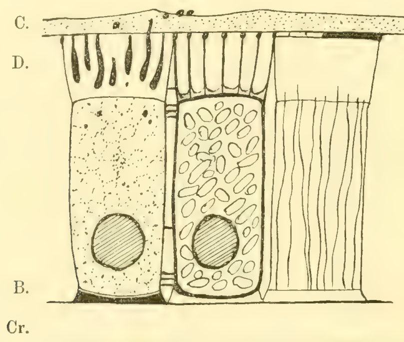


Fig. 1.

Drei Epidermiszellen von Amfioxus. Schematisch. Zwei davon durchgeschnitten, eine von der Oberfläche gesehen. C. Cuticula. D. Deckplatte. B. Basalplatte. Cr. Corium.

brücken, 2. die sogenannte Deckplatte der oberen freien Fläche der Zellen, 3. die darauf liegende Cuticularschichte und endlich 4. die sogen. Basalplatte.

1. Die Zellmembran.

Die Zellmembran der Epidermiszellen von Amphioxus hat bisher wenig Beachtung gefunden. Joseph (1902, S. 35) erwähnt sie als „eine dünne äussere Ectoplasmaschichte, die etwas dichter und stärker färbbar erscheint". K. S. Schneider (1902) findet Fibrillen in der von ihm ebenfalls nur für eine

besondere Plasmaschicht gehaltenen Zellmembran. Sie sollen nach ihm von der Deckplatte kommen und „verteilen sich erst am Sockel wieder über die ganze Zellbreite“.

Die Zellmembran ist immer deutlich doppelt konturiert und gleichmässig dünn; sie hüllt den endoplasmatischen Körper der Zelle vollkommen ein. Da wo die Zellen, oft infolge deren Schwellung, dicht aneinander liegen, verkleben die Membranen miteinander, und es kann den Anschein haben, als ob zwischen ihnen einheitliche Scheidewände vorhanden wären; an mässig geschrumpften Zellen sieht man immer deutlich die selbständige Membran. Schon bei ganz jungen, etwa 1 cm langen Larven sah ich überall selbständige Zellwände (Taf. 1/2 Fig. 11), und man kann nicht im geringsten daran zweifeln, dass jede Zelle nach jeder Zellteilung[1]) sofort ihre eigene Zellmembran erhält. Die Zellwände lassen sich wahrscheinlich, wenn man von der Zellteilung absieht, bis auf die Begrenzungsmembranen der Zellen der Gastrula und der Furchungszellen zurückführen. Von der Gastrula erwähnt z. B. Klaatsch (1898), dass hier die Zellen voneinander entfernt und durch Zellbrücken verbunden sind. Auch in den darauf folgenden Stadien, von welchen mir nähere Berichte fehlen, werden die Zellen kaum anders als in der angegebenen Weise miteinander zusammenhängen und eigene Wände besitzen.

An passend fixierten und mit Eisenhämatoxylin stark gefärbten Präparaten, an denen die Zellmembran durch dunkle Färbung hervortritt, sieht man deutlich, dass sie auch die obere Seite der Endoplasmazelle da, wo darüber die Deckplatte liegt, bedeckt, und man kann sie an solchen auch an der unteren Seite, wo sie an die Basalplatte grenzt, beobachten

---

[1]) Bei Amphioxus kann es sich natürlich nur um Längsteilung der cylindrischen Zellen handeln. Ich habe z. B. Zellen gefunden, die wohl infolge unterbrochener Zellteilung in ihrem oberen Teile „zweiköpfig“ waren und zwei Deckplatten trugen, anderswo sah ich mit zwei Zellkernen versehene breite tonnenförmige Zellen.

(Taf. 1/2 Fig. 4, 5). Alle Präparate zeigen dies nicht gleich deutlich; es färbt sich nämlich manchmal die Substanz beider Platten in demselben Tone, und so ist dann eine Unterscheidung unmöglich (Taf. 1/2 Fig. 6).

Die Zellmembran ist nicht strukturlos. Sie enthält, wie Schneider (1902) zuerst gefunden, feine längsverlaufende Fibrillen, welche die Bedeutung von Tonofibrillen (Heidenhain [1900]) haben und mit den von anderswoher bekannten „Protoplasmafaserungen" (Kromayer [1892]) in eine Reihe zu stellen sind. Die Fibrillen verlaufen nicht besonders dicht aneinander und (an Präparaten wenigstens!) nicht ganz parallel untereinander; sie verbinden sich hie und da zu dickeren Strängen und verlaufen wieder anderswo vereinzelt. Ich konnte sie nur nach Eisenhämatoxylinfärbung und mit der Hilfe der stärksten Vergrösserungen beobachten (Taf. 1/2 Fig. 10). In die Deckplatte und in die Basalplatte hinein konnte ich sie nicht verfolgen. Das erstere wurde von Schneider beobachtet und abgebildet. Die Zellmembran besteht jedenfalls aus einer festen, anscheinend homogenen Substanz, in der sich festere Verstärkungsfibrillen (Tonofibrillen) ausgebildet haben.

An die äussere Oberfläche der Zellmembran setzen sich die Zellbrücken (Intercellularverbindungen) an, welche später unten besonders besprochen werden, die innere Oberfläche grenzt unmittelbar an das eigentliche Plasma der Zelle, das Endoplasma. Wichtig von unserem Standpunkte aus sind Fälle, in denen sich an einzelnen Zellen, manchmal sieht man so etwas auch an grossen Partien der Präparate, der innere plasmatische Zellkörper von der Zellmembran abgelöst hat (Taf. 1/2 Fig. 13). Es spricht dies dafür, dass beide nicht so innig miteinander zusammenhängen, wie man sonst gedacht hätte. Der Unterschied der Membransubstanz und des inneren Plasmas wird wohl, wie es ja durch die vollkommen verschiedene Funktion leicht erklärlich, sehr gross sein, und doch können

wir die Zellmembran nicht für eine einfache Ausscheidung des inneren Zellkörpers halten; ganz sicher handelt es sich da nur um ein Exoplasma. Besonders die komplizierte Struktur der eigentlich schon ausserhalb der Zellmembran liegenden Deckplatte der fertigen Zellen spricht dafür, dass es sich da um zu speziellen Zwecken adaptierte Teile der plasmatischen Zelle handelt. Noch deutlicher spricht dafür jedenfalls ein Vergleich mit den Verhältnissen bei anderen Vertebraten, auf welche wir später in dieser Arbeit zu sprechen kommen.

Der Inhalt der Zelle, ihr Endoplasma, hat für uns an dieser Stelle eine nur untergeordnete Bedeutung, doch soll hier wenigstens folgendes von ihm angegeben werden: Man findet in ihm neben einem basal liegenden Zellkerne entweder die von Joseph (1902) gefundenen Kristalloide in verschiedener Menge und in verschiedener Grösse (Taf. 1/2 Fig. 5, 8a, 13; sie verhalten sich so, wie es Joseph beschreibt) oder man findet runde, vielleicht durch Veränderung resp. teilweise Auflösung der ersteren entstandene Körnchen im Inneren der Zellen (Fig. 4). An solchen Präparaten, an welchen die Secretpartikel dieser oder jener Art fehlen, resp. aus denen sie beim Fixierungsprozess entfernt wurden, findet man in der Regel zwischen dem Zellkern und der Deckplatte eine kleine, oft längliche Partie verdichteten Protoplasmas, welches einige Körnchen (vielleicht Centriolen?) enthält (Taf. 1/2 Fig. 9).

2. Die Deckplatte.

Die Deckplatte (Cuticula, Cuticularsaum usw.) von Amphioxus wurde zuerst von Leuckart und Pagenstecher (1858) gefunden. Langerhans (1876) erwähnt sie als „eine dicke porentragende Cuticula", auch Rolph (1876) kennt sie nur als einen „porösen breiten Saum". Näher hat sich mit dieser Schichte Wolff (1889) beschäftigt, der unter anderem

darauf hinweist, dass sie den Namen „Cuticula" nicht verdient; es ist ihm nämlich auf ihrer Oberfläche eine weitere wirkliche Cuticularschichte zu finden gelungen. Auch diese wird uns in dieser Arbeit, jedoch erst später unten, beschäftigen. Studnička (1897 b), der die Angabe Wolffs betreffend der eigentlichen Cuticula bestätigen konnte, benützt zuerst den Namen „Deckplatte", wodurch er betonen will, dass die betreffende Struktur mit eigentlichen Cuticularschichten nichts gemeinschaftlich hat. Auf Untersuchungen an Petromyzon sich stützend und unter gleichzeitiger Berücksichtigung der Verhältnisse bei Amphioxus sucht er nachzuweisen, dass die Deckplatte nicht einfach porös ist und dass sie auch nicht aus dicht liegenden Stäbchen besteht, wie es noch von Wolff angenommen wurde. Es handelt sich da vielmehr um ein Lamellensystem, wobei die einzelnen Lamellen die bekannte senkrechte Streifung des Saumes bedingen. Zwischen den Lamellen befinden sich enge prismatische, oben offene Alveolen.

Vignon (1902) hält die soeben erwähnten Deutungen der Amphioxusdeckplatten für zu schematisch. „Il s'agit ici d'un complex moin facile à ramener à un type simple." Trotzdem rechnet er die Deckplatte zu jenem Typus der Oberflächenstrukturen, die er unter dem Namen „Plateaux alvéolaires ou spumeaux" subsumiert. Die in demselben Jahre (1902) erschienene Arbeit von Joseph enthält nur wenige Angaben über die Struktur der Deckplatte. Es wird da nur ihr streifiges Aussehen erwähnt. Die „wabige Struktur" soll an Flachschnitten nicht mit derselben Deutlichkeit nachweisbar sein, wie bei Amphibien. Seine Fig. 50, Taf. II stellt die Deckplatte als einen dicken homogenen Saum vor, in dem ganz unregelmässig und in mehreren Schichten dunkle Secretmassen, der Inhalt der Waben, verteilt sind. Ähnliche Abbildungen sind auch in seinen neueren Arbeiten enthalten.

Genauere Angaben enthält das Lehrbuch von K. C. Schnei-

der (1902). Nach diesem Autor soll die Deckplatte „gleichmässig längsfaserig struiert“ sein. „Am Zellhals sammeln sich die aufsteigenden Fäden sämtlich oder zum Teil (?) zu einer Membran, d. h. sie lassen sich in diejenigen der Zellmembran verfolgen.“ „Im Endabschnitt der Zelle“ sind die Fäden „entweder in toto verdickt und schwärzen sich dann stark oder es liegen ihnen einzelne grobe schwärzbare Körnchen an.“ Es ist höchst wahrscheinlich, dass die zuletzt von Schneider erwähnten Gebilde einfach den Secretmassen Josephs entsprechen.

Die Resultate, zu denen ich jetzt komme, sind die folgenden:

An jungen etwa 1 cm langen Amphioxuslarven, welche die Bewimperung längst verloren haben, fand ich die obere Wand der Epidermiszellen bedeutend dicker als die anderen. Eine besondere Struktur liess sich da nicht beobachten, und es schien, als ob man da mit einer einfachen lokalen Verdickung zu tun hätte. Bei nur wenig älteren und bei erwachsenen Tieren findet man überall an der Epidermis die bekannte Deckplatte, welche noch heute meistens unter dem Namen „Cuticula“ bekannt ist, obzwar schon 1889 Wolff die Unrichtigkeit dieser Bezeichnung bewiesen hat. Die Dicke dieser Schicht ist am geringsten am Bauche der Tiere, wo auch die Epidermiszellen sehr niedrig sind; auch hier behält sie ihre charakteristische Struktur, welche im folgenden näher besprochen werden soll.

Wie ich zuerst 1897 (b) angedeutet habe, besteht die Deckplatte aus einem Lamellensysteme, welches zwischen sich lange cylindrische oder prismatische, die ganze Dicke der Deckplatte durchsetzende Lücken oder Alveolen übrig lässt. Bei der Seitenansicht sieht man in günstigen Fällen die Lamellen als dunkle Striche (Taf. 1/2 Fig. 1, 5, 9), bei der Ansicht von oben oder an dünnen Horizontalschnitten sieht man eine, je-

doch nicht besonders regelmässige „Pleurosigmastruktur“ (Taf. 1/2 Fig. 14). Von einem „porösen“ Saume kann man da, obzwar die Horizontalschnitte solche Bilder liefern, keinesfalls sprechen. Die „Poren“ sind vielmals breiter als die zwischen ihnen übrig bleibenden Substanzmassen und sind unten, gegen das Endoplasma zu, immer abgeschlossen und zwar nicht durch die Zellmembran, welche hier liegt, allein, sondern durch dieselbe Substanz, aus der die Lamellensysteme bestehen.

Meistens lässt sich die eigentliche, soeben kurz charakterisierte Bauweise der Deckplatte nicht so leicht erkennen. An Schnitten, die nur wenig schief zu der Richtung der Lamellen geführt wurden, bekommt man gleich andere Bilder, und ausserdem wirkt meistens, und dies ist sehr wichtig, der Inhalt der Alveolen auf den Beobachter in hohem Maasse verwirrend. Ich lasse zu, dass diese Bauweise nicht in allen Fällen rein schematisch durchgeführt ist, dass die Alveolen manchmal ungleich gross und vielleicht hie und da in zwei übereinanderliegende geteilt sind, doch habe ich trotzdem bei aufmerksamer Beobachtung an allen der verschieden fixierten Objekte das oben erwähnte Schema verwirklicht gesehen. Am besten konnte ich mich von der Bauweise der Deckplatte an macerierten Epidermiszellen eines in Müllerscher Flüssigkeit fixierten Exemplares überzeugen, wo die betreffende Schichte etwas aufgequollen war (Taf. 1/2 Fig. 7). Besonders an den zuletzt erwähnten Präparaten konnte man sehr deutlich beobachten, dass die Alveolen oben offen sind; man hat hier eigentlich mit tiefen Gruben was zu tun, welche oben nur durch die Wolffsche Cuticula verschlossen sind.

Die Substanz, aus der das Lamellensystem der Deckplatte besteht, ist jedenfalls dieselbe wie jene der Zellmembran. Die oben erwähnten geringen Unterschiede in der Färbbarkeit und Lichtbrechungsvermögen haben kaum eine andere Bedeutung als die Unterschiede zwischen älteren und neueren Exoplasma-

schichten in anderen Zellarten. Eine weitere Struktur habe ich in der Deckplatte nirgends gefunden. Die oben erwähnten Tonofibrillen verlaufen, wie ich übrigens schon angedeutet habe, soviel ich beurteilen kann, kaum in ihrem Bereiche. Das einzige, was ich hier meistens beobachten konnte, war eine Schichte von stärker lichtbrechenden und mit Eisenhämatoxylin schwarz sich färbenden Knötchen, welche man bei Seitenansicht an den oberen Rändern der Lamellen finden kann und die an etwas dickeren Schnitten das Aussehen einer einzigen dunkel gefärbten Grenzschichte haben kann (Taf. 1/2 Fig. 5, 6, 8 b). Es handelt sich da, wie in allen später zu besprechenden Fällen, um ein besonderes Verhalten der oberen Ränder der Lamellen; wirkliche selbständige Knötchen gibt es da nicht. In einem Falle, auf den sich die Fig. 1 bezieht, imponierte mir diese Schichte als eine von zwei scharfen Konturen begrenzte, ziemlich dicke lichtbrechende Lamelle, welche man sehr leicht mit der Wolffschen Cuticula verwechseln könnte. Jedenfalls handelt es sich da um eine besondere Umwandlung der oberen Lamellenränder, welche fester sein brauchen als das übrige.

Was den Inhalt der Alveolen der Deckplatte betrifft, so ist es klar, dass hier ein besonderes Sekret der Epidermiszellen abgelagert wird, welches erst später unter Umständen nach aussen abgegeben werden kann. An Eisenhämatoxylinpräparaten kann man im Innern der Deckplatte dunkel bis schwarz gefärbte Körperchen beobachten, deren Masse mit denjenigen der Josephschen Kristalloide nicht identisch zu sein scheint. Man kann wenigstens die Secretmassen auch an solchen Präparaten gefärbt sehen, an denen die Kristalloide fehlen oder vollkommen entfärbt sind (Fig. 3, 4, 6). Dagegen findet man im Inneren des Endoplasmas, in der Regel gleich unter der Deckplatte dunkel gefärbte runde Körnchen, deren Substanz wahrscheinlich mit jenem Sekrete identisch ist. Aus-

geschlossen ist es jedenfalls nicht, dass es sich da doch nicht um eine Modifikation der Kristalloidensubstanz handeln könnte.

Die Secretmassen liegen entweder in der Form kugelförmiger Körper in unteren Partien der Alveolen (Fig. 8 B) oder, und dies meistens, füllen sie vollkommen den inneren Raum derselben, so dass man an solchen Stellen oft förmliche Negativbilder der Deckplatte zu sehen bekommt (vergl. Taf. 1/2 Fig. 3). In hohen Deckplatten, wie solche die Epidermiszellen des Rückens und der Körperseiten tragen, haben die Secretmassen in der Regel eine umgekehrt kolbenförmige Gestalt (vergl. unsere Textfig. 1), in niedrigen Deckplatten des Bauches diejenige von kurzen Prismen. Sehr oft liegen auch die Massen in der Deckplatte unregelmässig verteilt, und so bekommt man solche Bilder, wie es diejenigen sind, welche Joseph bei verschiedenen Gelegenheiten veröffentlicht hat. (Vergl. z. B. seine Arbeit 1902, Taf. 3/4, Fig. 50).

Die in den Alveolen abgelagerten Secretmassen können, wie ich bereits gesagt habe, aus denselben nach aussen abgegeben werden. Am deutlichsten konnte ich mich davon an mit Flemmingscher Flüssigkeit fixierten Objekten, an denen die Wolffsche Cuticula vorzüglich erhalten und sehr dick war, überzeugen. Die Secretmassen ragen hier entweder teilweise in den Bereich der Cuticula hinein oder sind sie in dieselbe schon vollkommen übergegangen (vergl. Taf. 1, Fig. 6). Die Cuticula ist, wie man schon daraus schliessen muss, sehr weich, und sie lässt die Secretmassen wirklich auch vollkommen hindurchtreten. Sehr oft findet man abgerundete oder noch längliche Secretkörperchen auf der freien Fläche der Cuticula angeklebt, deren Grösse wie auch Verhalten gegenüber den Farbstoffen genau noch mit denen der noch im Inneren der Alveolen eingeschlossenen Secrete entsprechen.

Die einzelnen Deckplatten sind, abgesehen von den Zell-

brücken, die erst später zur Besprechung kommen sollen, durch deutliche, wie es scheint bandförmige „Verschlussleisten" (Cohn) miteinander verbunden. Man kann solche an Eisenhämatoxylinpräparaten, jedoch nicht in jedem Falle deutlich genug, beobachten (Fig. 8, 8a). Zuerst wurden sie bei Amphioxus von K. C. Schneider (1902) gesehen, Joseph erwähnt sie in seinen Arbeiten nicht.

3. Die Wolffsche Cuticula.

Wie es Wolff (1889) zuerst angegeben hat, ist die Epidermis von Amphioxus oben von einer echten, homogenen, überall zusammenhängenden Cuticularschicht bedeckt, welche nach der Ansicht dieses Forschers derjenigen der Evertebraten entsprechen sollte. Alle Autoren, welche sich seit der Zeit mit unserem Objekte beschäftigt haben, erwähnen diese Schicht.

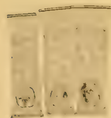
In der Regel handelt es sich da um eine vollkommene homogene und dann oben meist durch eine glatte scharfe dunklere Linie begrenzte Schichte (Taf. 1/2 Fig. 8). In selteneren Fällen kann man in ihr eine etwa schaumartige Struktur und hie und da grössere Vacuolen beobachten und ist sie dann nach aussen weniger scharf abgegrenzt (Taf. 1/2 Fig. 9). Sehr oft sieht man in ihr auch eine granuläre Struktur oder einen Zerfall, wie in kleine Körnchen, doch in solchen Fällen kann es sich auch um die oben erwähnten Secretmassen handeln, die aus der Deckplatte in die weiche Cuticularsubstanz übertretend eine solche Bauweise derselben vortäuschen. Die Cuticularschichte, so werden wir sie trotz einiger Bedenken, die sich dagegen erheben könnten, auch hier nennen, ist entweder bedeutend dick, manchmal sogar ebenso dick wie die darunter liegende Deckplatte (vergl. Taf. 1/2 Fig. 6), in anderen Fällen handelt es sich aber nur um eine minimal dünne Schichte, die

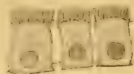
sich leicht mit der oben erwähnten (scheinbaren) Knötchenlinie des oberen Randes der Deckplatten verwechseln lässt. Es ist sehr wahrscheinlich, dass es sich im zuletzt erwähnten Falle sehr oft nur um einen durch Schrumpfung bedingten Zustand handelt.

Die „Cuticularsubstanz" muss bedeutend weich sein. Man kann es schon aus dem oben erwähnten Faktum schliessen, dass die Secrete der Deckplatten durch sie nach aussen abgeführt werden (präformierte Poren gibt es hier ganz sicher nicht!) und besonders spricht dafür der Umstand, dass sie sehr leicht bei Fixierung oder später aufgelöst wird, so dass sich manchmal nicht die geringste Spur von ihr erhält. Jene Fälle, in denen die Cuticula oben von einer unebenen Grenze begrenzt wird, lassen sich durch teilweise Auflösung erklären, sehr oft findet man übrigens nur die aus der Deckplatte ausgetretenen Secretmassen an der Stelle der aufgelösten Cuticula. Nach Kalilauge soll sich (Wolff, 1889) die Cuticula unverändert erhalten, während die Deckplatte dabei aufquillt.

Der Umstand, dass die Cuticula manchmal fehlt, wird von Wolff und nach ihm besonders von Joseph (1902, S. 34) erwähnt, letzterer sagt, dass er die Cuticula „nicht immer, vor allem nicht nach jeder Konservierungsmethode" gesehen hat. Mir selbst gelang es, da mir frisches Material nicht zur Disposition stand, nicht festzustellen, welche Reagentien es sind, welche die Cuticula zur Auflösung bringen. Nach der Fixierung mit Säuren (Acid. nitric. z. B.) sah ich sie meistens gut erhalten, wenn auch wohl wegen Schrumpfung sehr dünn, nach Formol-Sublimat dagegen aufgelöst. Am besten wird sie, wie ich bereits sagte, durch Flemmingsche Flüssigkeit fixiert.

Die Substanz, aus der die Cuticula besteht, färbt sich mit allen Plasmafarbstoffen. Mit Delafieldschem Hämatoxylin färbt sie sich meistens schwach blau, an Eisenhämatoxylinpräparaten ist sie leicht grau. Sie unterscheidet sich wesent-


Fig 1


Fig 2.

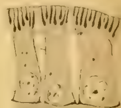

Fig 3.


Fig 4

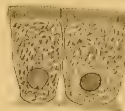

Fig 5


Fig. 16

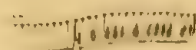

Fig. 8 B


Fig 6

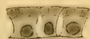

Fig 7


Fig. 8 A


Fig 10


Fig. 18


Fig. 20


Fig 11.

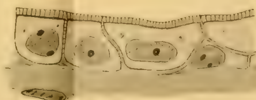

Fig 19


Fig. 9


Fig. 12.


Fig. 13.


Fig 14.


Fig 15


Fig 17


Fig 21 B.

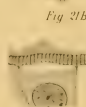

Fig 21 A.


Fig 22

lich vom Exoplasma der Deckplatten und scheint auch mit den Secretmassen, die sich in ihren Alveolen ansammeln, nichts gemeinschaftlich zu haben. Diese Secretmassen färben sich erstens vollkommen anders als die Cuticularsubstanz und dann, und dies spricht am entschiedensten dagegen, dass beide Substanzen identisch sein könnten, beobachtet man an gut erhaltenen Präparaten gar zu oft auf der äusseren Oberfläche der Cuticularschichte die ausgeschiedenen, an Eisenhämatoxylinpräparaten dunkel gefärbten Secretkörnchen. Das Vorkommen von solchen ausserhalb der Cuticula wäre doch sehr schwer erklärlich, wenn die Substanz der Cuticula selbst eine einfache, der ersteren identische Secretmasse sein sollte.

Über die Entstehungsgeschichte der Wolffschen Cuticula des Amphioxus kann ich trotz aller Nachforschungen keine bestimmte Angaben machen. Falls es sich in ihrer Substanz um eine Sekretmasse handeln sollte, so musste diese schon die dritte sein, welche die Epidermiszellen vorzubereiten fähig sind, denn sowohl die Substanz der oben erwähnten Sekretmassen wie diejenige der Kristalloide ist von ihr wesentlich verschieden. Um eine einfache Schleimschichte handelt es sich da auch ganz sicher nicht; die Masse verhält sich gegen Farbstoffe ungefähr so wie das Protoplasma. Es wird mir vielleicht erlaubt sein, die Vermutung auszusprechen, dass es sich da um eine Schichte von extracellulärem Plasma handelt, also um ein Exoplasma ganz anderer Art, als es dasjenige der Zellplatte ist.

Man kann sich die Entstehung der Cuticularschichte etwa so vorstellen, dass sie der ehemaligen, etwas verdickten Zellmembran entspricht, welche die Epidermiszellen ursprünglich, ehe noch die Deckplatte zum Vorschein kam, bedeckte. Nachdem sich die Deckplatten durch Differenzierung des Zellplasmas gebildet haben, sind jene Membranen wahrscheinlich miteinander verschmolzen und auf diese Weise ist eine einheitliche

extracelluläre Schichte entstanden, wie wir sie oben genauer beschrieben haben. Auf diese Weise kann man sich allein erklären, dass die Alveolen der Deckplatte oben offen sind, eine Erscheinung, welcher man mehr oder weniger deutlich auch in allen anderen Fällen bei den Ichthyopsiden begegnet. Wie man sieht, handelt es sich in unserer Erklärung nur um eine Hypothese, aber diese scheint mir viel wahrscheinlicher zu sein als die Annahme, dass es sich da um ein einfaches Secret handeln sollte. Auch dann, wenn also die Cuticula eine plasmatische Anlage haben sollte, müsste man damit rechnen, dass die Substanz, aus der sie besteht, stark verändert, manchmal wie aufgequollen oder verschleimt ist und sich vollkommen passiv verhält.

4. Die Basalplatte.

Die „Basalplatte" wird als eine besondere Schichte zuerst von Joseph (1900) erwähnt. Er beschreibt sie als eine „sehr deutliche, tief dunkelblau gefärbte Schichte, die stellenweise im Präparate den Zusammenhang mit den Epithelzellen aufgegeben hat". Meistens schrumpft sie „in lauter kleine Stücke, entsprechend den Basalflächen einer jeden Epithelzelle". Schneider erwähnt in seinem Buche nur „Sockelabschnitte" der Zellen, welche von dichterer Beschaffenheit sein sollen und sich mit Hämatoxylin stärker färben.

Genau so wie oben die Deckplatte, so verbindet sich unten mit der Zellmembran eine verhältnismässig dünne, seitlich etwas sockelartig erweiterte Basalplatte, welche ebenfalls aus einer verdichteten Plasmaart, dem Exoplasma, besteht. Einmal ist sie gegen die Zellmembran zu scharf abgesetzt, ein andermal wieder scheint es, als ob sie nur eine lokale Verdickung derselben vorstellen würde (Taf. 1/2 Fig. 6, 7). An Eisenhämatoxylinpräparaten sieht man übrigens nicht selten, dass sie dunkel

gefärbt ist, während sich die Zellmembran vollkommen entfärbt hat (Fig. 3), ein anderesmal sieht man wieder gerade das Gegenteil davon (Fig. 9). Es ist das jedenfalls von der Fixierungsart und anderen Umständen abhängig. Eine weitere Struktur lässt sich an der Basalplatte nicht beobachten. Die Basalplatten der einzelnen Zellen berühren sich, wie es von Joseph (1900) nähre beschrieben wurde, seitlich, und so wird das Vorhandensein einer Basalmembran, welche ja bei Amphioxus überhaupt nicht vorhanden ist, vorgetäuscht. Die Zellen sitzen hier mittelst ihrer Basalplatten direkt dem Corium der Haut an.

5. Die Zellbrücken.

Im Leben liegen die Epidermiszellen fast aneinander und dasselbe sieht man auch an gut fixierten Präparaten, an denen die Zellkörper nicht geschrumpft, aber auch nicht angeschwollen sind. Dass sie sich nicht berühren, kann man daraus schliessen, dass man an passenden Präparaten, das ist an solchen, an denen die Zellen voneinander ein wenig entfernt sind, zwischen ihnen Zellbrücken beobachten kann, welche das Vorhandensein wenn vielleicht auch nur minimal enger Intercellularbrücken voraussetzen. Es ist klar, dass es sich da um präformierte Brücken handelt und nicht vielleicht um Reste, welche da vom früheren innigeren Zusammenhange der ganzen Zellflächen übrig geblieben wären. Gegen die letztere Auffassung spricht, abgesehen von anderem, auch die Anordnung der Zellbrücken. Am deutlichsten kann man die dünnen fadenförmigen Zellbrücken an zwei Stellen beobachten: am unteren Rande der Deckplatte und oberhalb der Basalplatte; hier sind sie am häufigsten und verbinden, wie Flächenschnitte zeigen (Taf. 1/2 Fig. 12), von allen Seiten austretend die Zelle mit allen mit ihr benachbarten. Auch anderswo, in der Mitte der Seitenwände, kommen Zellbrücken vor, doch sind sie an solchen Stellen

weniger deutlich und, vielleicht da sie hier leichter brechen, weniger oft zu sehen als an den oben bezeichneten Stellen, wo sie massenhafter vorhanden sind (Taf. 1/2 Fig. 2, 3). An Flächenschnitten durch geschrumpfte Zellen sieht man manchmal, dass die Zellbrücken von rippenartigen Bildungen an der Zellwand abgehen; was diese betrifft, so handelt es sich da sicher nur um durch Schrumpfung entstandene Artefakte.

Am besten konnte ich die Zellbrücken an Safraninpräparaten beobachten; sie färben sich merkwürdigerweise nicht oder kaum mit Eisenhämatoxylin. Es spricht dies dafür, dass sie in ihrem Inneren keine Tonofibrillen enthalten, denn diese werden immer im letzteren Falle gefärbt. Auch von der Substanz der Zellmembranen sind sie ganz sicher etwas verschieden, aber trotzdem kann man sie durchaus nicht für rein protoplasmatisch resp. endoplasmatisch halten. Man kann nirgends an den Zellmembranen Lücken oder Poren entdecken, durch welche sie mit dem Endoplasma zusammenhängen würden, und so handelt es sich in ihnen sicher nur für äussere Anhänge der Zellmembran. Sie sind somit dem Exoplasma zuzurechnen. Sie bestehen aus Protoplasma, welches auf eine andere Weise als das der Zellmembran verdichtet ist und dienen zum festeren Verbinden der Zellen untereinander. Sie haben diese Funktion zusammen mit den Schlussleisten und der Cuticularschichte zu besorgen. Die Zellbrücken sind bei Amphioxus wahrscheinlich primärer Natur. Klaatsch hat vor einiger Zeit (1898) bei Amphioxus Zellbrücken und Intercellularlücken bis in das Gastrulastadium hinein verfolgt. Da sich die Zellbrücken in jedem Falle mit der Zellmembran verbinden und eigentlich Bestandteile derselben vorstellen, ist es klar, dass man ihnen keine so hohe Bedeutung zuschreiben darf, wie es manchmal geschieht.

II. Petromyzon fluviatilis. Planeri. marinus.

Taf. 1/2, Fig. 16—22, Taf. 3/4, Fig. 23—34, Taf. 5/6. Fig. 35—37, Taf. 7/8, Fig. 47—51, Taf. 9/10, Fig. 60 [1]).

Bei Petromyzon, Myxine und von hier angefangen bei allen Vertebraten ist die Epidermis im fertigen Zustande mehrschichtig, und man kann in ihr besondere „Deckschichte", eine „interstitielle Schichte" und eine „Basalschichte" unterscheiden. Wenn man von den Zellen spricht, unterscheidet man besser „Deckzellen" und „Basalzellen" und bezeichnet die dazwischen liegenden Zellen mit dem Namen „Stachelzellen" [2]). Auch durch das Vorhandensein von Drüsenzellen, deren es hier bekanntlich mehrere Arten geben kann, unterscheiden sich alle diese Epidermisarten von derjenigen des Amphioxus. Ich lasse in vorliegender Arbeit zuerst die eigentlichen Drüsenzellen vollkommen beiseite und werde mich nur mit den „indifferenten" oder „typischen" Epidermiszellen beschäftigen, an denen man jedenfalls bei niederen Vertebraten hie und da und gerade bei Petromyzon sehr häufig Spuren von Secretionserscheinungen (Verschleimung der Zellen) beobachten kann. Von den Drüsenzellen kommen später in einem besonderen Abschnitte einige und darunter hauptsächlich die sehr interessanten sogen. „Kolbenzellen" zur Besprechung.

A. Junge Entwickelungsstadien.

Nur in ihrem Jugendstadium weist die Epidermis von Petromyzon und ähnlich diejenige der anderen Cranioten Verhältnisse auf, die sich direkt mit denen, welche wir oben vom

1) Was den allgemeinen Bau der Cyclostomenepidermis betrifft, so verweise ich hier an Lehrbücher der vergleichenden Anatomie. Eine gute Zusammenstellung der Literatur befindet sich z. B. in Bronns „Klassen und Ordnungen des Tierreichs" Bd. VI, Abt. I. Lönnberg, Fische.

2) Richtiger wäre jedenfalls die Bezeichnung „gewöhnliche Stachelzellen", denn auch die anderen Zellen sind mit „Stacheln" versehen, doch findet die andere Bezeichnung seit langer Zeit Anwendung.

Amphioxus beschrieben haben, vergleichen lassen. Diesem „Amphioxusstadium", wie man es wohl nennen kann, widme ich hier zuerst die Aufmerksamkeit.

Das Stadium der Neurula und die nächsten darauf folgenden Entwickelungsstadien besitzen bei Petromyzon ein überaus schön cellulär differenziertes Ectoderm, dessen dicht mit Dotterkörperchen gefüllten grossen Zellen vermittelst feiner Scheidewände voneinander abgetrennt und an ihrer freien Oberfläche nur von einer einfachen Membran oder Pellicula bedeckt sind. Ich habe mir grosse Mühe gegeben festzustellen, ob die Scheidewände einfach sind oder ob sie zweien individualisierten, dicht aneinander liegenden, minimal dünnen Zellmembranen — ich bezeichne hier solche mit dem Namen „Pellicula" — bestehen. Ich finde jedenfalls hie und da zwischen den Basalteilen der Zellen enge Lücken, aber sonst handelt es sich da doch um „Scheidewände" im eigentlichen Sinne des Wortes. Sie entstehen bei Zellteilungen in jedem Falle als einheitliche Gebilde, und auch dann, wenn es zu einer Spaltung kommt, bleiben die beiden Hälften der ursprünglich einheitlichen Wand mittelst der Zellbrücken in einem so innigen Zusammenhange, dass sie eigentlich auch dann ein einheitliches zelltrennendes Gebilde vorstellen. Ich selbst konnte übrigens auch an vorzüglich fixierten und gut gefärbten Objekten solche Lücken nicht finden; erst in älteren Entwickelungsstadien, auf welche wir später zu sprechen kommen, treten sie deutlich auf.

Die Zustände, auf welche ich hier aufmerksam machte, haben eine gewisse Wichtigkeit für uns, sie sprechen dafür, dass die Zellverbindungen und Intercellularlücken, welche in etwas älteren und hauptsächlich dann in fertigen Geweben vorkommen, nicht immer von jenen direkt abstammen müssen, welche man hie und da zwischen den Blastomeren des sich teilenden Eies und vielfach auch in den darauffolgenden Stadien

vorfinden kann[1]), sondern dass sie sich auch später bilden können. Es kann dazwischen ein Stadium vorkommen, in welchem bei den schnell aufeinander folgenden Zellteilungen solche Lücken und Brücken nicht vorkommen müssen oder eine so untergeordnete Bedeutung haben, dass man da immer noch von einheitlichen Scheidewänden sprechen kann. Ich habe auf diesen Umstand bereits einmal (1903, c) aufmerksam gemacht und demonstriere es jetzt an einem bestimmten Beispiele. Ein Fall wie der jetzige zeigt noch besser als der frühere (Amphioxus), dass den Zellbrücken durchaus nicht die Wichtigkeit zukommt, wie sie ihnen von manchen Seiten zugeschrieben wurde. Wenn sich hier auch solche später bilden, so bilden sie sich inmitten der zuerst in jedem Falle (wenn nicht anders, so sicher bei der Zellteilung) einheitlichen Scheidewände und es ist nun für die Zellen schon vollkommen gleichgültig, ob die embryonalen Scheidewände, welche zwischen ihre endoplasmatische Körper eingelagert sind, einfach sind oder aus zwei dicht aneinander liegenden Membranen bestehen. Eine viel grössere Aufmerksamkeit müssen wir unter allen Umständen der Natur dieser Scheidewände oder Pelliculen widmen. Es ist klar, dass sie aus keiner dem Protoplasma fremden Substanz bestehen. Genau so, wie alle jene Zellmembranen, mit denen wir uns in der vorliegenden Arbeit beschäftigen werden, bestehen schon diese ersten Scheidewände oder „Intercellularmembranen“ und die ersten Zellmembranen oder „Pelliculen“ aus einer festeren Plasmaart, dem „Exoplasma“.

Bei anderen, etwas älteren Entwickelungsstadien, solchen von der Länge von 6 mm (Petromyzon Planeri), die ich an einer Reihe von Präparaten untersucht habe, besteht die Epidermis immer noch aus einer einzigen Schichte von Cylinderzellen, welche bereits deutliche individualisierte Pelliculen be-

[1]) So haben wir es bei Amphioxus angenommen.

sitzen und zwischen denen jetzt die breitgewordenen Intercellularlücken sehr deutlich sind. Nur hie und da sind die Lücken eng, und so bekommt man hier wieder den Eindruck von Scheidewänden, wie wir ihn im vorangehenden Stadium hatten. Die Zellen, welche, nebenbei gesagt, immer noch Dotterkörperchen enthalten, sind an ihrer freien Fläche von einer deutlichen „Deckplatte" oder einem „Cuticularsaume", wie man es gewöhnlich nennt, begrenzt. Eine Basalplatte, ähnlich derjenigen von Amphioxus, ist hier nicht vorhanden und die Zellen setzen sich mit ihrer Pellicula direkt an das darunterliegende Gewebe an.

Die Deckplatte besitzt bereits hier den für sie charakteristischen Bau. Sie ist ziemlich dick und enthält in ihrem Inneren deutliche, in einer Reihe liegende Alveolen, welche meistens gegen die obere Oberfläche zu verschoben sind, so dass die untere Schichte der Deckplatte von ihnen frei und homogen ist (Taf. I Fig. 16). Die Deckplatte geht seitlich unmittelbar in die scheinbar homogene oder wenigstens keine Struktur zeigende Pellicula über, welche so dünn ist, dass man an ihrem Querschnitte kaum zwei Konturen bemerken kann. Ob sich die Deckplatte durch Verdicken der früher an jener Stelle vorhandenen einfachen Pellicula gebildet hat oder ob sie sich aus dem oberflächlichen Zellplasma heraus differenziert hat, konnte nicht entschieden werden. Der innige Zusammenhang mit der Pellicula würde jedenfalls, wie wir später an analogen Fällen sehen werden, nicht unbedingt gegen die letztere Auffassung sprechen müssen. Eine weitere Schichte — eine Wolffsche Cuticula — konnte an der Oberfläche der jungen Deckplatte nicht beobachtet werden, vielleicht entspricht die obere Kontur der Deckplatte einer solchen.

Die Alveolenschichte der jungen Deckplatte erinnert auffallend an eine ähnliche Schichte, die Vejdovský und Mrázek (1903) von der Oberfläche des Eies von Rhynchelmis

beschreiben und deren Abbildung z. B. in Gurwitschs „Biologie der Zelle" (1904, S. 5) wiedergegeben ist. Ich wollte mich davon überzeugen, ob die Alveolen der Deckplatte vielleicht nicht primär und von jenen des Eiprotoplasmas ableitbar sind, doch wurde die Frage bei speziell danach gerichteten Untersuchungen negativ beantwortet. An Präparaten von Furchungs- und Gastrulationsstadien von Petromyzon, welche ich der Freundlichkeit des Herrn Prof. Mrázek verdanke, konnte ich mich ganz deutlich davon überzeugen, dass die primären oberflächlichen Alveolarschichten des Eies später schwinden, und dass sich solche an der Oberfläche der Ectodermzellen in bedeutend späterer Zeit, nachdem die in den Zellen abgelagerten Dottermassen einigermassen verbraucht wurden, von neuem bilden und zwar gleichzeitig mit dem Erscheinen der Deckplatte. In früheren Stadien ist eigentlich kein Platz für eine solche Struktur an der Oberfläche der Zellen vorhanden. Die dicht aneinander liegenden Dotterkörperchen füllen die Ectodermzellen ursprünglich bis unmittelbar zu ihrer äusseren Oberfläche, die nur durch eine dünne Grenzmembran bezeichnet ist.

Bei etwas älteren Entwickelungsstadien, auf welche sich die Figuren 19—22 Taf. 1/2 beziehen, findet man den Bau der Epidermis und besonders der Deckplatte bedeutend verändert. In unserem Falle handelt es sich um eine etwa 12 mm lange Larve, also eine solche, die gerade stark in die Länge ausgewachsen ist. Wenn man das oben besprochene 6 mm Stadium damit vergleicht, so erkennt man sofort, dass es hauptsächlich die caudale Partie des Tieres ist, die an dem Wachstum besonders beteiligt war; sie ist ja seit der Zeit fast vollkommen neu zugewachsen. Im vorderen Teile des Tieres beziehen sich die Vervollkommnungen hauptsächlich auf den inneren Bau. Durch diesen Umstand muss man sich das Faktum erklären, dass sich bei den jetzt in Betracht kommenden Larven

die Epidermisverhältnisse in verschiedenen Körperpartien verschieden gestalten. Am caudalen Ende des Tieres finden wir jetzt eine sehr primitiv gebaute niedrige Epidermis, die aus vollkommen neuen, durch schnell aufeinanderfolgende Teilungen entstandenen Zellen besteht, im vorderen Teile, besonders am Kopfe, eine hoch differenzierte, die am vordersten Körperende bereits Andeutungen der Zweischichtigkeit zeigt. Es ist das eben die alte Epidermis, die unterdessen Zeit zu ihrem Fortentwickeln gefunden hat. Man findet von hinten nach vorne die Präparate durchsehend eine vollkommene Reihe von Übergangsstadien, nach denen man mit voller Berechtigung an die Entwickelungsgeschichte der Epidermis schliessen kann, und zwar — und dieses Faktum ist nicht unwichtig — weisen jetzt die Epidermiszellen in der caudalen Körperpartie vielfach viel primitivere Verhältnisse auf, als in dem Stadium, von dem wir früher gesprochen haben.

Die Schwanzflosse und die ganze caudale Körperpartie ist von niedrigen pflasterartigen Zellen bedeckt, welche durchaus nicht an jene hohe Cylinderzellen der vorangehenden Stadien erinnern (Taf. 1/2 Fig. 18). Vielfach lässt sich daselbst sogar die Differenzierung in Zellen nicht oder nur mit der grössten Schwierigkeit nachweisen, und es hat den Anschein, als ob die Epidermis bei dem raschen Wachstum auf einen syncytialen Zustand — der hier, wie man sieht, sekundär wäre — sinken würde. Ob hier wirklich solche syncytiale Partien vorkommen, will ich nicht entscheiden, ganz deutlich sieht man jedoch an vielen Stellen wieder die einfachen Scheidewände, welche sogar sehr breit sein können, und erst weiter nach vorne, wo sich die Verhältnisse der Norm nähern, sieht man wieder individualisierte Zellpelliculen, Intercellularlücken und Zellbrücken. An ihrer freien Fläche sind die Zellen entweder durch einfache, keine Struktur zeigende Pelliculen begrenzt — die Deckplatten mussten sich da also wieder rückgebildet haben — oder be-

merkt man da nur Spuren einer Struktur in der Gestalt feiner senkrechten Strichelung an der oberen Seite der Zelle; dies ist wohl der Ausdruck eines Alveolarbaues, wie wir ihn im vorangehenden Falle beobachtet haben. Die Deckplatten haben sich also beim Wachstum des Gewebes stark verdünnt und mussten, wie es scheint, hie und da schwinden.

Vollkommen andere Bilder sieht man am vorderen Körperende, wo die Epidermis unterdessen zur Weiterdifferenzierung Zeit gehabt hat. Unsere Fig. 20 Taf. 1/2 stellt uns z. B. eine solche vor und zwar aus der oberen Seite des Kopfes, aus der Gegend hinter dem Geruchsorgan, von einer anderen und zwar 10 mm langen Larve. Zum Unterschied von dem oben beschriebenen Falle begegnet man hier einer schön alveolär gebauten Deckplatte. Die alveolentrennenden Lamellen erscheinen im Präparate (Eisenhämatoxylinfärbung) als dunkle, senkrecht und parallel nebeneinander stehende Striche, von der Fläche gesehen liefern sie das bekannte Pleurosigmabild (Fig. 17). Der obere Rand jeder Lamelle ist (bei Seitenansicht) durch einen tief schwarzen Punkt bezeichnet, der behonders bei noch älteren Larven recht deutlich wird. Wie bei Amphioxus handelt es sich auch hier nicht um besondere Körperchen, sondern der ganze Rand des Lamellensystemes zeigt, wie man besonders an Flächenschnitten beurteilen kann, diese Färbbarkeit. Unten ist die Deckplatte durch eine scharfe Linie begrenzt, oben sind die Alveolen (oder schon Alveolenreihen?) wahrscheinlich offen. Ein Inhalt lässt sich in den Alveolen nirgends nachweisen; sie sind während des Lebens jedenfalls entweder mit flüssigerem Plasma oder irgend einer Zellflüssigkeit ausgefüllt.

Eine Cuticularschichte (Wolffsche Cuticula) lässt sich bei 12 mm-Larven an einigen Stellen ganz deutlich nachweisen. Es handelt sich um eine, was die Dicke betrifft, etwa der Deckplatte gleichkommende Schicht, die aus einer granulären

Substanz zu bestehen scheint (Taf. 1/2 Fig. 21, 22). Weitere Strukturen lassen sich in ihr nicht nachweisen und ihre Festigkeit kann allem Anscheine nach nur unbedeutend sein. Die Fixierungsflüssigkeiten lösen sie öfters auf, so dass dann die Epidermisfläche vollkommen nackt ist. Wie sie entstanden ist, konnte nicht ermittelt werden.

Eine Basalplatte oder eine bemerkbare Basalstruktur kommt hier ebensowenig wie im oben beschriebenen 6 mm-Stadium vor. Die Zellen setzen sich mit glatter unterer Oberfläche unmittelbar auf das Corium an.

Schon in diesem Entwickelungsstadium kann man und zwar, wie oben erwähnt wurde, am vorderen Körperende Andeutungen einer zweischichtigen Anordnung der Zellen finden; manchmal ist hier vorne eine solche sogar wirklich durchgeführt. Einen Anlauf dazu sahen wir schon in der Fig. 19 vollkommener jedoch ist die Zweischichtigkeit in dem in Taf. 1/2 Fig. 20 abgebildeten Falle (Epidermis aus der Gegend vor der äusseren Öffnung des Geruchsorganes einer 12 mm langen Larve) durchgeführt. Man kann hier den Modus beobachten, auf dem es geschieht. Die zuerst zu einer einzigen Schichte geordneten Zellen teilen sich in (zu der Epidermisoberfläche) schiefen Teilungsflächen, wobei die Teilungsprodukte ungleich sind. Es scheint als ob die ursprünglichen Epidermiszellen unten, zwischen ihren Basen kleinere Zellen abschnüren würden, denn die neuen Zellen sind immer kleiner als die „alten“ oberen. Zuerst liegen beide dieser Zellarten dem Corium an, später jedoch legen sich die neuentstandenen zwischen die alten Zellen und das Corium so ein, dass man von jetzt an besondere „Cuticularzellen“ und „Basalzellen“ voneinander unterscheiden kann. Ganz genau lässt sich dieser Unterschied nicht immer durchführen. Die Cuticularzellen oder „Deckzellen“ bleiben nämlich sehr oft auch jetzt mittelst besonderer Basalfortsätze mit dem Corium im Zusammenhange

und trennen sich von diesem erst dann vollkommen, nachdem sich neue Zellengenerationen zwischen die beiden oben genannten Zellenarten eingeschoben haben. Solche entstehen jedenfalls durch Teilungen aller hier vorhandenen Zellen. Das Wichtigste, das wir dabei beobachten können, ist der Umstand, dass die Deckplattenschichte bei allen diesen Umänderungen immer an ihrer Stelle liegen bleibt, was dafür spricht, dass sich die Deckzellen von ihrer Stelle nicht rühren. Sie bezeichnet immer die äussere Oberfläche der jungen Epidermis, welche zu der Zeit noch keinen Zellwechsel aufweist. Die gerade hervorgehobenen Umstände sind deshalb sehr interessant, da man bei allen höheren Vertebraten, jenen mit verhornender Epidermisoberfläche, gerade in den ersten Entwickelungsstadien die Basalzellen als fixe Elemente betrachten muss, welche durch Zellteilungen die darüber liegenden Zellschichten liefern. Auf diese Unterschiede kommen wir später unten noch einmal zu sprechen.

B. Die Epidermis der Ammocöte und erwachsenen Petromyzonten.

Das zu besprechende Material werden wir uns genau so, wie wir es oben getan haben, einteilen: 1. Die Zellmembranen resp. das Exoplasma sensu str., ihre Protoplasmafaserungen und die zugehörigen Zellbrücken. — 2. Die Deckplatte der Deckzellen und die dieselbe oben bedeckende Wolffsche Cuticula. — 3. Die basalen Strukturen der Basalzellen (4), die Basalmembran und der Zusammenhang mit Corium resp. mit dessen Zellen (5).

1. Die Zellmembran resp. das Exoplasma sensu str.

Renaut erklärt die Zellmembran der Epidermiszellen von Petromyzon, die früher einfach als „Zellmembran“ bezeichnet

wurde, für ein „Exoplasma", wodurch er ihre plasmatische Natur besonders betont. Er erwähnt eine Streifung in derselben. K. C. Schneider (1902) findet in ihr fibrilläre Strukturen, welche durch die Zellbrücken von einer Zelle zur anderen übergehen. Die Zellbrücken hat zuerst F. E. Schultze (1867) beobachtet und für Verzahnungen der Zellen gehalten. Foettinger (1876) und Kapelkin (1896) haben nur gelegentlich Andeutungen von Zellbrücken an ihren Isolationspräparaten gesehen. Deutlich werden sie in den Arbeiten von Maurer (1895), Studnička (1897 b) und neuestens in dem oben citierten Buche Schneiders beschrieben und abgebildet. Renaut (1898) erwähnt „lignes de ciment", durch welche die Zellen voneinander abgetrennt sein sollen, zeichnet jedoch ganz deutlich die schönen Intercellularstrukturen des Epidermisgewebes der Hornzähne.

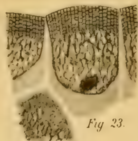
Die gewöhnlichen Stachelzellen besitzen immer eine dünne exoplasmatische Zellmembran, welche überall gleich dick und deutlich doppelkonturiert ist. Nur an den Zipfeln, in welche diese Zellen an ihren beiden, wenigstens jedoch an ihrem unteren Pole auslaufen, findet man grössere Exoplasmaansammlungen (Taf. 3/4 Fig. 31, 32). Die betreffenden Fortsätze sind immer solid, da sich das weiche Endoplasma immer im Innern der Zelle nach Möglichkeit abzurunden sucht. Seltener findet man die Zellmembran am ganzen unteren Pole der Stachelzellen kappenförmig verdickt. Was die Deckzellen betrifft, so besitzen sie an denjenigen Seiten ihrer Oberfläche, mit denen sie an andere Zellen grenzen, genau dieselben Verhältnisse der Zellmembran, wie normale Stachelzellen (Taf. 3/4 Fig. 23—32). Abweichend verhalten sich die Basalzellen (Taf. 7/8 Fig. 47, 50, 51). In ihrem oberen Teile unterscheiden sie sich meistens nicht im geringsten oder sehr wenig von den Stachelzellen, doch unterhalb des Zellkerns verdickt meistens das Exoplasma auffallend und statt einer Zellmembran haben wir

eine breite rindenartige Partie des Zellkörpers vor uns, welche die sonst weniger deutliche fibrilläre Struktur sehr klar zeigt.

Die Grenze zwischen Exoplasma (Zellmembran) und dem weichen Endoplasma ist in der Regel scharf, so dass wir da eine „Pellicula" im Sinne F. E. Schulzes (1906 b) vor uns haben und kann sich solche bei Schrumpfung des Endoplasmas leicht von ihm trennen, wie man es an schlecht fixierten Präparaten reichlich sieht. Seltener kommen Fälle vor, in denen an einzelnen Zellen diese Grenze undeutlich wird (Taf. 7/8, Fig. 51), so dass wir da mit Schulze von einer „Crusta" sprechen müssten. Diese Umstände, denen man auch anderswo begegnet, und an welche ich bereits einmal in meinen Arbeiten (1903 b, p. 437) aufmerksam gemacht habe, beweisen, dass sich die Schulzesche Nomenclatur konsequent nicht anwenden lässt. Das einfachste wäre, immer nur von einem „Exoplasma sensu str." zu sprechen; dieser Name passt z. B. allein dort, wo man mit dicken Schichten der exoplasmatischen Substanz — wie in den Basalzellen — zu tun hat, für welche die Schulzesche Bezeichnung „Pellicula" (welche da, streng genommen in Anwendung kommen sollte) überhaupt unzutreffend ist. In Basalzellen und in einigen der unten zu besprechenden Epidermiszellen der Hornzähne ist am ganzen Umfange der Zelle das Exoplasma so dick, dass der grösste Teil der Zelle aus ihm besteht, wogegen das Endoplasma in diesen Fällen nur an einen kleinen Bezirk in unmittelbarer Umgebung des Zellkerns beschränkt werden kann. Auf alle diese Umstände habe ich schon vor Jahren beim Besprechen des Chordagewebes (1903 b, pag. 437) aufmerksam gemacht und erwähne sie jetzt unter Berücksichtigung des Epidermisgewebes noch einmal: Die Namen „Zellmembran" oder „Pellicula" bereiten in sehr zahlreichen konkreten Fällen bei ihrer Anwendung grosse Schwierigkeiten, die sich nur durch Einführung des Renautschen Exoplasmabegriffes beseitigen lassen.

Das Exoplasma ist immer einheitlich; es weist keine Schichten auf. Als eine seltene Ausnahme erwähne ich da z. B. den in der Taf. 3/4, Fig. 28 abgebildeten Fall. Es handelt sich um eine Zelle, die im Inneren auf der Oberfläche des etwas geschrumpften Endoplasmas eine zweite Zellmembran oder Kapsel besitzt, die mit der äusseren nur locker zusammenhängt.

Was die Struktur der Zellmembran resp. des Exoplasmas betrifft, so kann man an günstigen Präparaten überall eine feine Faserung, die der bekannten Protoplasmafaserung der Epidermiszellen entspricht, beobachten. Bei Petromyzon handelt es sich immer — soviel sich erkennen liess — um vereinzelte Tonofibrillen, die von einer Zelle zur anderen und weiter noch auf die bekannte Weise verlaufen. Am besten zeigen diese Strukturen die Eisenhämatoxylinpräparate, aber auch von diesen nicht alle, und vor allem findet man sie nicht an allen Stellen der Epidermis gleich leicht. An den dünnen Partien der Zellmembranen vermisst man oft die Fibrillen, doch dieselben erscheinen immer dort, wo, wie an den Polen der Zellen, die Exoplasmapartien grösser sind (Taf. 3/4 Fig. 31). Am deutlichsten lassen sich die Fibrillen an den unteren Partien der Basalzellen beobachten. Die schönsten Fibrillenbilder bekommt man in den teilweise modifizierten Zellen der Hornzähne zu sehen, auf welche wir nächstens zu sprechen kommen (Taf. 5/6 Fig. 36). Die Fibrillen kommen ausschliesslich im Exoplasma der Zellen vor; nirgends kann man solche im Endoplasma beobachten. Dort, wo die Übergänge zwischen beiden Plasmaarten allmählich sind, kann es den Anschein haben, als ob einige von ihnen auch im Endoplasma verlaufen würden, aber es handelt sich da immer nur um Trabekeln des Morphoplasmagerüstes. Ein anderes Verhalten findet man hie und da an Stachelzellen, welche durch den anderswo zu besprechenden Verschleimungsprozess zu stark gelitten haben, an denen sich die Zellmembran scheinbar aufzulösen anfängt und


Fig. 23.

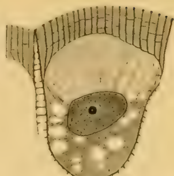
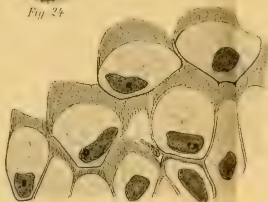

Fig. 24.


Fig. 25.


Fig. 26.


Fig. 27.


Fig. 32.


Fig. 30.

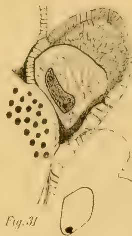

Fig. 31.


Fig. 29.

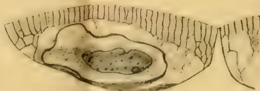

Fig. 28.


Fig. 33.


Fig. 34.

Studnička, del. Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.

die Fibrillen so frei werden. Da wir solche Auflösung der Zellmembranen bei Selachiern (Torpedo) deutlicher beobachten konnten, behalte ich mir die Besprechung dieses Prozesses für eine spätere Gelegenheit vor.

Ausser den Tonofibrillen konnte am Exoplasma der Epidermiszellen keine andere Struktur beobachtet werden. Vergeblich habe ich z. B. an den dünnen Zellmembranen Poren gesucht, durch welche das Endoplasma der einzelnen Zellgänze miteinander zusammenhängen würde. Solche kommen nirgends vor; die Zellbrücken, welche, einen unten zu erwähnenden Fall abgerechnet, immer glatt sind und eines „Zwischenkörperchens“ entbehren, stellen immer nur Teile der Zellmembran vor. Hie und da sieht man jedenfalls scheinbare Lücken in der Membran; es sind das jedoch Stellen, an welchen die Tonofibrillen auseinanderweichen und wo die Zellmembran infolgedessen durchsichtiger ist; sonst liegen die Tonofibrillen immer sehr dicht aneinander und es scheint auf diese Weise, als ob die ganze Zellmembran nur aus ihnen bestehen würde.

Modifikationen, die von unserem Standpunkte aus höchst interessant sind, erfährt das Epidermisgewebe in den Hornzähnen von Petromyzon. Es handelt sich da um zweierlei Prozesse: Erstens kann das Gewebe durch auffallendere Exoplasma- und Fibrillenbildung resistenzfähiger werden und zweitens kann es sich dadurch, dass sich die Zellen voneinander entfernen, auflockern, wobei die Zellen wieder weich werden können. Der erste Prozess bedeutet meistens eine Vorbereitung zur Verhornung der Zellschichten, der zweite dagegen bedingt, indem das aufgelockerte Gewebe schliesslich abstirbt, die Ablösung der abgebrauchten Hornkappen der Zähne von ihrer Unterlage.

Da uns an dieser Stelle nur das Histologische der ganzen Frage zu interessieren braucht, genügt vollkommen, wenn wir hier unter Hinweisung an spezielle Arbeiten einer Reihe von

Autoren (Kaensche [1888], Beard [1889], Behrends [1892], Jacoby [1894] und Warren [1902]) das allgemeinste Prinzip der Hornzähnebildung erwähnen. Wie Warren, dessen Resultate ich, was Petromyzon betrifft, bestätigen kann, gezeigt hat, erscheint schon die allererste Zahnkappe der Hornzähne von Petromyzon nicht an der freien Oberfläche der Epidermis, sondern inmitten derselben; auch weitere Schichten entstehen, wie es ja von diesen längst bekannt ist, immer inmitten des Epidermisgewebes. In allen diesen Fällen geht dem Erscheinen der Hornschichte eine Sonderung des Gewebes in zwei Schichten voran. Es erscheint eine vollkommen scharfe gerade Grenze im Gewebe, zu deren Seiten sich die Zellen in verschiedenen Richtungen modifizieren. Die Zellen der unteren Partie werden fester, denn ihnen kommt die Aufgabe zu, den neuen Zahn zu bilden und zu tragen, die der oberen werden aufgelockert, denn erst nach ihrem Schwunde kann der neue Zahn zur Geltung kommen[1]). Es handelt sich um eine Zweckmässigkeitserscheinung, die ihresgleichen suchen muss, denn nicht einmal annähernd kann man die Gründe begreifen, welche zu dieser Sonderung der Zellen lange vor dem Erscheinen des Zahnes führen können. Nur der Zweck ist da — für uns — vom Anfang an klar. — Die beiden Modifikationen des Gewebes sollen jetzt gesondert zur Besprechung kommen.

In der unteren Epidermispartie — wir nehmen jetzt keine Rücksicht darauf, ob es sich um die Bildung des ersten oder zweiten oder noch späteren Zahnes handelt, da ja der Prozess immer derselbe ist — werden die Zellen, wie wir schon oben sagten, resistenzfähiger. Es geschieht dies dadurch, dass ihr Exoplasma zunimmt. Man kann am Rande dieser Partie — also am Rande der Zahnanlage — noch gewöhnliche Epidermiszellen mit dünnen Zellmembranen beobachten. Weiter gegen

[1]) Diese scharfe Grenze zwischen den eben erwähnten Schichten wird auch bei Renaut 1897, Fig. 493 und in meiner Arbeit 1899, p. 8, abgebildet.

das Centrum des Zahnes zu verändern sich schnell die Zellen. Sie erhalten hier dicke Exoplasmahüllen (vergl. die Fig. 35, Taf. 5/6, welche jedoch eine von einer anderen Stelle stammende Zelle vorstellt). Die Exoplasmabildung schreitet jetzt noch weiter, so dass das Endoplasma nur an die unmittelbare Nähe des Zellkernes beschränkt wird, und schliesslich wird, wie esi n der Fig. 36 Taf. 5/6 dargestellt ist, das ganze Plasma der Zelle in der angedeuteten Richtung verwandelt. Eine weitere Eigentümlichkeit besteht darin, dass die Zellbrücken jetzt deut-



Fig. 2.

Zwei Hornzähne und ihre Ersatzzähne des Saugmundes von Petromyzon planeri bei schwacher Vergrösserung.

liche Zwischenkörperchen enthalten, welche sie hier im normalen Epidermisgewebe immer entbehren. In den so veränderten Zellen erscheinen nun an der Oberfläche der unteren Schichte (zuerst an der Spitze der kegelförmigen Zahnanlage) Keratohyalinkörnchen, die Zellen werden dunkler und verhornen schliesslich [1]). Erwähnenswert ist noch, dass die obersten Zellen des jungen Zahnkegels sehr hoch sind und in manchen Epidermiszähnen eine hochkegelförmige Gestalt annehmen; es sind

[1]) Maurer (1895) hält merkwürdigerweise das Dickerwerden der Exoplasmaschichte für eine Vorstufe der Verhornungsprozesse und ist der Ansicht, dass sich hier die Hornsubstanz schichtweise ablagert.

das Analoga der sog. Pokalzellen der Hornzähne von Myxine, auf welche wir anderswo zu sprechen kommen.

In allen diesen Zellen ist das Exoplasma immer vom Endoplasma, soweit ein solches überhaupt vorhanden ist, scharf abgesetzt und ist überall fein zerfasert. Die Tonofibrillen sind auch an gewöhnlichen Hämatoxylinpräparaten überaus deutlich und lassen sich leicht von einer Zelle zur anderen verfolgen; die Hauptrichtung, in der sie verlaufen, steht senkrecht zu der Oberfläche der Hornschichte (vgl. Taf. 5/6 Fig. 36). Was die Zunahme des Exoplasmas betrifft, so kann man da nirgends Belege dafür finden, dass seine Substanz schichtenweise abgelagert würde. Im Gegenteil findet man, dass die Tonofibrillen, welche in der ganzen Dicke des Exoplasmas vorkommen, immer kontinuierlich durch die Zellen verlaufen, was sonst nicht der Fall sein könnte. Man kann sich die Entstehung der grossen, durchaus nicht schichtenweise abgelagerten Fibrillenmassen kaum anders vorstellen als so, dass man annimmt, dass sich die Fibrillen fortwährend durch Längsspaltung vermehren, wobei das Endoplasma, welches dabei und bei der Bildung des Exoplasmas überhaupt aufgebraucht wird, immer mehr und mehr verdrängt wird. Es beschränkt sich zuletzt auf einen abgerundeten Raum an der Peripherie des Zellkerns und schwindet schliesslich vollkommen. Die Zelle geht dadurch durchaus nicht zugrunde. Der Zellkern erhält sich noch weiter in demselben Zustande, in dem er sich früher befand, und so ist man zu schliessen berechtigt, dass auch das Exoplasma (also die Substanz der Zellwände!) die volle Lebensfähigkeit des ursprünglichen Protoplasmas, dessen sie ja nur eine Abart ist, besitzt. Das interfibrilläre Exoplasma besorgt jetzt den Stoffwechsel der Zelle, soweit dieser nicht vom Zellkern besorgt wird, und selbstverständlich sind auch die Fibrillen nicht als tote Gebilde aufzufassen. Die ganze Zelle lebt jetzt, wenn sie auch bedeutend stabiler geworden ist, so wie früher.

Die soeben beschriebenen Epidermiszellen der unteren Schichte der Zahnanlage sehen vollkommen so aus wie fertige Zellen der verhornenden Epidermis der höheren Vertebraten, doch geschieht in letzteren, wie wir später sehen werden, die Fibrillenbildung auf eine ziemlich abweichende Weise, und zwar unter direkter Beteiligung des Endoplasmas. Viel ähnlicher sind unsere Zellen gewissen Typen der Chordazellen, wie ich solche besonders in meiner Arbeit vom Jahre 1903 (b) beschrieben habe. Auch im Chordagewebe kann man hie und da eine fortschreitende Zunahme des Exoplasmas, die bis zum Schwund des Endoplasmas führen kann, beobachten, und ich habe schon damals angegeben, dass man diesen Prozess für einen aktiven halten und auf Lebenstätigkeit des Exoplasmas selbst zurückführen muss [1]). Dass es dem in diesen Fällen eigentlich so sein muss, kann man leicht einsehen. Es handelt sich da um Zellen, denen eine mechanische Aufgabe zukommt. Das, was ihnen diese Rolle zu besorgen ermöglicht, ist eben nur das Exoplasma resp. die Fibrillen, und diese sind es auch und nicht das Endoplasma, an welche in speziellen Fällen erhöhte Ansprüche gemacht werden. Dafür, dass sich die Fibrillen im Bedarfsfalle durch Längsteilung vermehren können, spricht das Vorhandensein von Fibrillenbündeln, die ja (ebenso wie im Bindegewebe) nicht anders erklärbar wären; auch sonst steht der Annahme, dass der Wachstumsvorgang ein aktiver ist, wie wir es oben behaupteten, nichts im Wege. Das Endoplasma, das in diesem Falle die ursprüngliche Plasmaart der Zelle repräsentiert, verringert seine Masse dadurch, dass es als Baumaterial des Exoplasmas und der Fibrillen verbraucht wird, und verliert auch abgesehen davon für die schliesslich fast rein mechanische Aufgaben besorgende Zelle vollkommen jede Bedeutung und schwindet vollkommen; die im Exoplasma erhalten gebliebene lebendige Substanz genügt dazu, den Zellkern

[1]) L. c. p. 442 und 454.

am Leben zu erhalten. Erst der Verhornungsprozess der Hornzähne des Petromyzon und ein diesem analoger Verdichtungsprozess der Chordazellen in dem sog. Chordastrange führt auch zu Regressiverscheinungen am Zellkern, dieser schrumpft und die Zelle stirbt schliesslich ab.

Wie wir eben gesehen, sind hier die kontinuierlich durch ganze Zellreihen verlaufenden Fibrillen ein ziemlich sicheres Kriterium bei der Beurteilung der Frage, ob die Exoplasmen- resp. Zellmembranen durch Apposition oder durch eine gewisse Art automatischer Intussusception wachsen. Es lässt sich wenigstens nicht voraussetzen, dass sich die Fibrillen nach Ausbildung einer jeden neuen Schichte immer so umlagern könnten, damit sie wieder kontinuierliche Züge bilden. Eine andere Frage ist es, ob sich die homogenen Exoplasmaschichten, wie man solche im Chordagewebe vorfindet und die in verschiedenen Kapselbildungen des Knorpelgewebes ihr Analogon haben, durch Apposition verdicken können oder nicht. In der oben zitierten Arbeit (1903 b, S. 440) habe ich an die verschiedenen Zonen, welche man in homogenen Exoplasmaschichten der Chordazellen in einer Reihe von Fällen beobachten kann, hingewiesen und habe sie im Sinne der Appositionslehre gedeutet; auch die meisten Kapselbildungen des Knorpelgewebes deutet man bekanntlich in diesem Sinne. Alle Umstände sprechen dafür und wir werden es später durch einige Beispiele noch wahrscheinlicher machen, dass eine solche „Apposition“ in einer Reihe von Fällen wirklich geschieht; trotzdem muss man, wie uns ein anderer Fall (Epidermiszellen von Myxine) zeigen wird, bei der Deutung der Bilder immer äusserst vorsichtig sein.

Ganz anders als die untere Schichte der Zahnanlage von Petromyzon verhält sich die obere Epidermisschichte, doch hat diese eine wesentlich verschiedene Vorgeschichte, je nachdem, ob es sich um die allererste Hornkappe des Zahnes handelt oder um eine Ersatzkappe. Bei der Bildung der ersten Hornkappe

behält das Gewebe, das oberhalb des Zahnes liegt, zuerst genau dasselbe Aussehen wie die normale (primitive) Epidermis des Saugnapfes von Petromyzon und braucht einfach zerrissen und abgestreift zu werden, damit der Zahn frei wird. Ich selbst habe die Einzelheiten des Prozesses nicht genauer verfolgt, doch kann ich mir nicht denken, dass er etwas Interessanteres aufweisen könnte. Anders verhält es sich mit der zweiten, der ersten Ersatzkappe des Zahnes. Bei der Bildung derselben muss sich die untere Epidermisschichte, diejenige, die bisher dem ersten Zahne zur Grundlage diente, in zwei Teile sondern, was wieder durch eine vollkommen scharfe Grenze geschieht.

Oben, bei der Beschreibung der „unteren Schichte", hatten wir eine solche des zweiten Zahnes, das ist jene Schichte, die dem Ersatzzahne zur Unterlage dient, im Sinne; an dieser hauptsächlich fand ich die vollkommen zerfaserten Zellen, die ich in der Fig. 36, Taf. 5/6 abbilde, und an ihrer Oberfläche allein finde ich die oben erwähnten Analoga der Pokalzellen. Die allererste „untere Schichte", das ist die Unterlage der ersten Zahnkappe, ist wohl etwas weicher, doch auch sie besteht aus dicht aneinander liegenden Zellen mit dicken Exoplasmen. Unsere Fig. 35, Taf. 5/6 stellt z. B. eine Epidermiszelle aus dieser Schichte, und zwar aus einem Zahne, in dem schon der Ersatzzahn unterhalb jener Partie, der die abgebildete Zelle entstammt, angelegt und sogar gut ausgebildet ist. Man sieht aus der Abbildung deutlich, dass es sich auch hier um ein sehr fest gebautes Gewebe handelt, welches, da es mit dem obersten Zahne innig zusammenhängt, die Abwerfung desselben erschweren würde und sich nach der Abwerfung nicht sogleich abstreifen liesse; der darunter liegende Ersatzzahn könnte daher nicht sobald zur Geltung kommen. Wie es nun aus den zahlreichen, über die Hornzähne von Petromyzon handelnden Arbeiten bekannt ist, beseitigt die Natur alle diese Schwierigkeiten dadurch, dass sich sogleich, nachdem ein Ersatzzahn

fertig oder nur angelegt ist, das Gewebe zwischen ihm und dem alten Zahne aufzulösen beginnt. Das Gewebe verändert vollkommen seinen ursprünglichen Charakter, manchmal modifiziert es sich zu einem Sternzellengewebe und zu der Zeit, als der alte Zahn abgeworfen werden soll, ist es bereits so weich, dass dies ohne weiteres geschehen kann; es wird dann von der Oberfläche des Ersatzzahnes leicht abgestreift.

In einigen Fällen ist die Modifikation des Gewebes nur minimal. Ich finde z. B. kleine Epithelzähne von Petromyzon planeri, in denen sich die Epidermiszellen einfach voneinander trennen und absterben[1]). Es handelt sich da um Zellen, welche im Innern noch verhältnismässig viel Endoplasma enthalten. Solche vertrocknen zu grossen Blasen, in deren Innerem man den ebenfalls toten Zellkern beobachten kann (1899, Fig. 10). Ein anderes Mal schrumpft das Gewebe, ohne dass dabei die Zellen voneinander abgetrennt werden. Die Zellbrücken werden dabei in die Länge stark ausgezogen und so entstehen Bilder, wie ich sie einmal schon (1899, Fig. 9) abgebildet habe. Alle diese Modifikationen haben eigentlich wenig Interessantes an sich; viel wichtiger sind jene Fälle, in denen sich beim gleichzeitigen Wachstum des Zahnes — anders wäre dies nicht erklärbar — zwischen dem obersten Zahne und dessen Ersatzzahn ein modifiziertes Sternzellengewebe, wie ich es 1899 (Fig. 8) in einer meiner Abhandlungen ausführlich beschrieben habe, bildet. Das ursprüngliche Epidermisgewebe, welches früher doch auch an dieser Stelle die bekannten, nahe aneinanderliegenden Zellen mit (wie es ja unter jeder Zahnanlage der Fall ist) dicken Exoplasmawänden und reichlichen kontinuierlich verlaufenden Tonofibrillen besass, verändert sich unter Verlust seiner ursprünglichen Funktion und durch Wachstum, welches nicht genügend durch Zellteilungen gefolgt ist, zu einem Gewebe, in dem die Zellbrücken lang ausgezogen sind und stellenweise

[1]) Hierher gehört eigentlich der in Fig. 35, Taf. 5/6 abgebildete Fall.

förmliche Intercellularnetze bilden. Die Tonofibrillen sind grösstenteils verschwunden oder erhalten sich nur teilweise; damit ist auch ein Schwund des Exoplasmas verbunden. Manchmal, jedenfalls in seltenen Fällen, bestehen schliesslich die Zellen wieder aus reinem Protoplasma und können vollkommen nackt sein. Unsere Fig. 37, Taf. 5/6 stellt ein solches höchst merkwürdiges Gewebe, und zwar aus einem Epithelzahne von Petromyzon planeri dar. Man sieht da den extremsten Grad der Modifikation, den ein Epithelgewebe erreichen kann. Dasselbe hat sich hier förmlich in ein embryonales Gewebe umgewandelt, welches vollkommen dem embryonalen Mesenchymgewebe, der Anlage einer Stützsubstanz entspricht, und doch handelt es sich hier um einen Zustand, der regressiv entstanden ist. Das Netz zwischen den Zellen, das man in der Abbildung sieht, entspricht in der Tat einem Lamellenfachwerke. Anderswo findet man das Gewebe etwas fester gebaut und es besitzt zahlreiche Fibrillen.

Die hohe Wichtigkeit aller dieser Fälle besteht meiner Meinung nach in folgendem: Man hat da vor sich ein Beispiel, aus dem deutlich hervorgeht, dass die Zelle ihr Exoplasma und die Faserungen, welche sie zu gewissen Zwecken ausgebildet hat, unter Umständen, und zwar dann, wenn sie nicht mehr notwendig sind, wieder zurückbilden kann. Dabei wird die Substanz derselben wieder zu anderen Zwecken im Gewebe verwendet. Abgesehen davon, sind diese Fälle auch deshalb wichtig, dass sie uns deutlicher als alles andere zeigen, dass sich zwischen dem Epithelgewebe und den Grundsubstanzgeweben eigentlich keine scharfe Grenze ziehen lässt. Man braucht sich in dem oben beschriebenen und in der Fig. 37, Taf. 5/6 abgebildeten Epithelgewebe nur das stellenweise ohnehin sehr dicht gebaute intercellulare Lamellennetz noch etwas dichter vorzustellen und hat dann ein wirkliches Grundsubstanz-

gewebe[1]) vor sich. Die Tonofibrillen, die hier ohnehin, wenn auch spärlich, vorhanden sind, zeigen in diesem Gewebe genau dasselbe Verhalten wie junge Bindegewebsfibrillen.

2. Die Deckplatte der Deckzellen.

(Taf. 3/4, Figg. 23—32.)

Wie bei den oben besprochenen jungen Entwickelungsstadien ist auch bei Ammocöten und erwachsenen Tieren die Epidermis, wenn man von der später zu besprechenden Cuticula absieht, oben durch eine Mosaik von Deckplatten bedeckt. Man kann hier von besonderen „Deckzellen" sprechen. Es sind das Zellen, die bis auf das Vorhandensein der soeben erwähnten, zum Schutze der Epidermis dienenden Vorrichtung vollkommen den gewöhnlichen Stachelzellen gleichen.

Die Deckplatte ist eine ganz besondere Modifikation des Exoplasmas der Zelle und verdient hier näher besprochen zu werden. Bevor wir diese Struktur nach eigenen, an einer grossen Zahl von mit allen üblichen Fixierungs- und Färbungsmethoden angefertigten Präparaten ausgeführten Untersuchungen zu beschreiben anfangen, werden wir eine Übersicht der bisherigen Kenntnisse und der älteren Literatur vorausschicken.

Leuckart (1856) ist der erste, der an der „Cuticula" von Ammocötes enge, in der Seitenansicht als feine Striche erscheinende, jedoch nicht ganz zur Zellmembran reichende Poren entdeckt und die Aufmerksamkeit der Histologen zuerst auf dieses Objekt gelenkt hat. Koelliker bestätigte (1857) diese Entdeckung und verglich diese Poren, die nach ihm die Cuticula vollkommen durchsetzen sollten, mit jenen, welche an dem Cuticularsaume des Darmepithels vorhanden sein sollen. Die poröse Cuticula erwähnen von jetzt an alle Autoren, die sich

[1]) Vom Typus des Schleimgewebes. Das Knorpelgewebe gehört z. B. meistens einem ganz anderem Typus an!

mit der Epidermis von Petromyzon beschäftigt haben. F. E. Schulze (1867) sagt z. B., dass die Poren „in der Seitenansicht als dunkle parallele Streifen“ erscheinen, „welche nach der Aussenfläche des Grenzsaumes zu sich ein wenig trompetenartig erweitern und bei günstiger Beleuchtung doppelte Randlinien bemerken lassen.“

Auch die aus der neueren Zeit stammenden Arbeiten von Maurer (1895) und Kapelkin (1896) erwähnen einfach eine „poröse Cuticula“, obzwar auch die Bezeichnung „Cuticula“ in diesem Falle unzutreffend ist, da wir schon seit dem Jahre 1889 durch die Untersuchungen Wolffs wissen, dass eine wirkliche Cuticula erst oberhalb dieses Saumes liegt. Wolff bezeichnet eben aus diesem Grunde die „gestreifte Cuticularschichte“ — auch dieser Name ist oft in Anwendung — mit dem Namen „Pseudocuticula“. Sogar in der allerneuesten Zeit, also nach dem Erscheinen aller jener Arbeiten, auf welche wir hier gleich zu sprechen kommen, bilden Prenant-Maillard-Bouin in ihrer Histologie (1904, Fig. 98) eine „Cuticule poreuse“ von Petromyzon planeri ab, und zwar nach einem Horizontalschnitte, an dem man, wie wir gleich erwähnen werden, scheinbare Bilder von „Poren“ beobachten kann.

Auf eine wesentlich andere Weise wird der Bau der Deckplatte von Renaut (1897), von Studnička (1897 b) und von K. C. Schneider (1902) beschrieben.

Renaut beschreibt in seinem Traité d'histologie (1897, p. 200) die Deckplatte, sein „Plateau strié“, als aus lichtbrechenden Stäbchen zusammengesetzt, welche in einer hyalinen, durchsichtigen, weniger als sie es sind, lichtbrechenden Substanz, der eigentlichen Substanz des „Plateau“ eingelagert sind. Diese Substanz stellt uns nun das polare Exoplasma der oberflächlichsten Zellen vor; es soll nach ihm bis über den Bereich der oben erwähnten Stäbchen reichen, und bildet so an der Oberfläche der Epidermis eine zusammenhängende strukturlose

hyaline und durchsichtige Pellicula oder Cuticularschichte, welche wohl der Wolffschen Cuticula entspricht.

Die Beschreibung Renauts ist, was die Hauptsache betrifft, ganz richtig, doch muss man die von ihm gesehenen Bilder etwas anders deuten. Darauf hat Studnička (1897 b) hingewiesen. Die feinen dunklen Linien in der Deckplatte sind wie es schon Renaut richtig erkannt hat, jedenfalls nicht der Ausdruck von Poren, aber es handelt sich hier auch nicht, wie es dieser Forscher meint, um eine zwischen besondere „Stäbchen“ eingelagerte Substanz. Wir haben da vielmehr ein Lamellenwerk vor uns, welches — wie Renaut richtig erkannt hat — zum Exoplasma der Zelle gehört. Zwischen den festen Lamellen befinden sich röhrenförmige, die ganze Dicke der Deckplatte durchsetzende leere, resp. durch eine Flüssigkeit ausgefüllte, oben offene Lücken, welche unten abgeschlossen sind, so dass man da von Poren nicht sprechen kann, sondern eher von „Alveolen“, wenn man nämlich diesen Namen überhaupt in einem solchen Sinne anwenden darf. Die Wolffsche Cuticula hat Studnička ebenfalls gefunden, hält sie jedoch im Unterschied zu Renaut für eine dem Exoplasma fremde Substanz. Da der Name Cuticula nicht zutreffend ist, und da der von Wolff vorgeschlagene Name „Pseudocuticula“ ebenfalls nicht gut passt, schlägt Studnička vor, die betreffende Struktur mit dem Namen „Deckplatte“ — nach dem Muster des Wortes „Basalplatte“ gebildet — zu nennen.

Die neueste Beschreibung der Deckplatte findet man in der Histologie von K. C. Schneider (1902, p. 744). Sie wird hier wieder mit dem Namen „gestrichelter Grenzsaum“ bezeichnet. Ich führe hier die Beschreibung Schneiders wörtlich an: „In den Aussenzellen sind die Fäden (Protoplasmafasern) im distalen Zelldrittel sehr regelmässig senkrecht gestellt und werden hier von einer eosinophilen Kittsubstanz zu

Alveolenwandungen verbunden, so dass sich ein gestrichelter Grenzsaum, entsprechend dem von Amphioxus, aber viel schärfer ausgeprägt ergibt, der sich kräftig vom übrigen lockeren Sark abhebt. Innerhalb der schmalen Alveolen liegt eine helle Zwischensubstanz, die aber nicht distal nach aussen ausmündet, sondern durch eine zarte, chemisch abweichend sich verhaltende Limitans begrenzt ist.“ Es braucht vielleicht nicht besonders darauf aufmerksam gemacht zu werden, dass, was das zuletzt Angeführte betrifft, der Verfasser die Wolffsche Cuticula im Sinne hat.

Meine eigenen Untersuchungen, die sich sowohl auf Ammocöte, wie auf geschlechtsreife Tiere aller der eingangs genannten Arten beziehen, haben jetzt zu folgenden Resultaten geführt:

Sowohl bei Ammocöten wie bei Petromyzonten ist die Deckplatte nach demselben Typus gebaut. Manchmal findet man zwar bei Ammocöten hohe Deckplatten, wie sie die Fig. 27, Taf. 3/4 darstellt; doch anderswo kommen auch hier niedrige, von jener Gestalt, wie wir sie bei Petromyzonten in der Regel finden (Fig. 32), vor und die Unterschiede sind durch Veränderungen der Gestalt der Zellen, die ja auch bei einem und demselben Tiere vorkommen können, leicht erklärlich. Wie aus den früheren Arbeiten (Foettinger, Kapelkin) bekannt ist, kann die Gestalt einer Deckzelle von hoch cylindrischen bis zur niedrig schüsselförmigen variieren, wobei natürlich auch die Deckplatte in jedem Falle etwas anders aussehen muss. Es genügt, wenn wir hier angeben — was übrigens ziemlich selbstverständlich ist, dass sich bei dem Breiterwerden der Zelle die Struktur der Deckplatte nicht einfach in die Breite ausdehnt und die Deckplatte nicht dünner wird.

An junger, durch die unten zu besprechenden Verschleimungsprozesse noch nicht betroffener Epidermis, wie man solche am sichersten bei jungen Ammocöten findet, präsentiert sich

uns die Deckplatte als eine ziemlich dicke, senkrecht regelmässig fein gestreifte Schichte, welche oben und unten von parallelen Rändern begrenzt wird. Alle die Deckplatten liegen an einer solchen Epidermis im gleichen Niveau und so scheint es, als ob die Epidermis oben von einer kontinuierlichen Cuticula bedeckt wäre; so wurde die Sache auch von den älteren Untersuchern aufgefasst.

Bei starker Immersionsvergrösserung sieht man sofort, dass jede Deckplatte ein Teil des Zellkörpers der Deckzelle ist und bemerkt leicht die oben sich verengenden Intercellularlücken, welche auch die Deckplatten voneinander trennen. Die Lücken sind oben durch Schlussleisten geschlossen und überall, und zwar auch im Bereiche der Deckplatten, durch Zellbrücken überbrückt.

Die von mir 1897 beschriebenen Lamellensysteme — die Renautschen „Stäbchen" existieren überhaupt nicht — kann man schon bei einer mittleren Vergrösserung ohne weiteres sehen. aber erst bei Anwendung stärkerer Systeme, besonders aber mit der Hilfe einer 1,5 Apochromatimmersion konnte ich mich davon überzeugen, dass der Bau der Deckplatte doch nicht ganz so einfach ist, wie ich mir das vor Jahren vorgestellt habe. In der Deckplatte einer fertigen Epidermis kommen zwischen den senkrecht orientierten dicken Lamellensystemen schon keine einfachen, lang ausgezogenen, prismatischen Alveolen vor, sondern es handelt sich da um ganze Reihen von kleinen Alveolchen, welche voneinander durch ganz dünne, an Eisenhämatoxylinpräparaten kaum gefärbte Wände getrennt sind (Taf. 3/4, Fig. 24, 26, 27). Am besten habe ich diese Querlamellen an solchen Zellen gefunden, an denen die Deckplatte durch den unten zu besprechenden Verschleimungsprozess eine intensive Hämatoxylinfärbbarkeit angenommen hat; an solchen Stellen unterscheiden sie sich wenig von den anderen und die ganze Deckplatte hat dann einen sehr regelmässigen

alveolären Bau, wie es die Fig. 23, Taf. 3/4 darstellt. An Eisenhämatoxylinpräparaten sieht man meistens nur die dicken, grau gefärbten Hauptlamellen und von den anderen nur hie und da etwas. Nur da, wo die Nebenlamellen, wie es sehr oft der Fall ist, alle in demselben oder annähernd demselben Niveau liegen, kann man sie als feine, mit der Oberfläche der Deckplatte parallele Linien etwas leichter beobachten (Fig. 32). Meistens kommt nur eine oder zwei solche Linien vor, doch gewöhnlich sind die Vacuolen ganz unregelmässig verteilt.

Die Anzahl der Alveolen in einer Alveolenreihe ist sehr verschieden, und zwar muss sie bei älteren Tieren nicht gerade grösser sein als bei jüngeren. Unsere Fig. 27, Taf. 3/4 stellt z. B. eine aus langen Alveolenreihen bestehende Deckplatte von Ammocötes und die Fig. 24 und 26 derselben Tafel niedrige, aus wenigen, dagegen jedoch grösseren Alveolen gebaute Deckplatte von erwachsenen Petromyzonten dar. Ich erkläre mir solche Unterschiede dadurch, dass ich die Deckplatte für ein Gebilde halte, welches Umwandlungen fähig ist, und sich nach Zellteilungen (die Fig. 29 stellt z. B. eine unvollkommen geteilte Deckzelle eines Petromyzonten dar) immer den Umständen entsprechend umformt. Jedenfalls, und darauf kommen wir später zu sprechen, ist man in keinem Falle sicher, dass die Deckplatten und überhaupt die Deckzellen, die man bei erwachsenen Petromyzonten an der Oberfläche der Epidermis findet, noch dieselben sind, welche bei Ammocötes die Epidermis oben bedeckten. Mit dieser Möglichkeit muss man immer rechnen.

Manchmal, obzwar verhältnismässig selten, sieht man Lücken in den Hauptlamellen, welche auf diese Weise wie perforiert aussehen können. Einigemal habe ich ganze Reihen von solchen Lücken beobachtet, so dass die Deckplatte wie in zwei übereinander liegende Schichten zerrissen erschien; hier handelte es sich wohl nur um Artefakte.

Eine Eigentümlichkeit der Deckplatte, auf die ich bereits

1897 (b) aufmerksam machte, besteht darin, dass die oberen freien Ränder der Hauptlamellen etwas angeschwollen sind — was sicher ihre Festigkeit vermehren soll — und dass sie sich mit Eisenhämatoxylin schwarz färben (Fig. 24, 27). Bei der Seitenansicht sieht man an der Oberfläche solcher Präparate immer eine Reihe von schwarzen Punkten, und bei der Ansicht von oben oder an dünnen Horizontalschnitten eine zierliche schwarze netzartige Zeichnung, welche selbstverständlich mit dem Bilde, welches die darunter liegenden Alveolenschichten an solchen Schnitten geben, korrespondiert. Was die Färbbarkeit der oberen Ränder betrifft, so handelt es sich da um genau dasselbe Verhalten, welches wir oben bei Besprechung der Deckplatte von Amphioxus erwähnt haben, in welchem Falle es sich jedenfalls nicht um Alveolenreihen, sondern um einfache grosse Alveolen gehandelt hat. Einmal, und zwar an Objekten, die mit Formol fixiert waren, habe ich auch auffallende Färbbarkeit der unteren Ränder der Deckplatte beobachtet, wobei sich jedoch die Basis der Deckplatte, an welche sie sich ansetzen, nicht mitgefärbt hat.

Eine weitere besondere Struktur konnte ich an den Lamellen der Deckplatte nirgends beobachten, auch die Tonofibrillen der Zellmembranen konnte ich nicht in das Innere der Deckplatte hinein verfolgen. Oben haben wir erwähnt, dass sie nach K. C. Schneider bis hierher und zwar bis zum Rande der Deckplatte reichen sollen.

Was den Inhalt der Alveolen betrifft, so befinden sich in ihrem Inneren vorerst keine festeren Massen, aber man kann auch keine Spuren von noch so geringen Koagulaten in denselben nachweisen; nach allen Färbungen bleiben die Alveolen vollkommen klar, was mich vor Jahren zu der Annahme führte, dass sie leer sind. Jetzt, nachdem ich das Vorhandensein von ganzen Alveolenreihen zwischen den Hauptlamellen nachgewiesen habe, muss ich auch annehmen, dass sich in ihnen eine

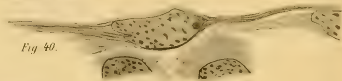

Fig 35


Fig 41


Fig 43


Fig 39


Fig 38.


Fig 40.

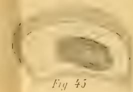
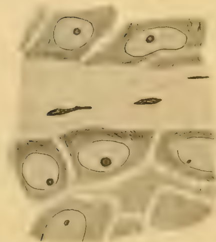

Fig 45


Fig 46


Fig 36.

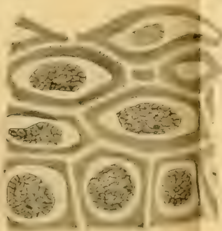
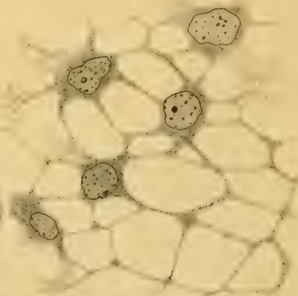

Fig 44


Fig 42


Fig 37

zu der Zelle gehörende Flüssigkeit befindet, welche wahrscheinlich dem Hyaloplasma entspricht. Sehr oft bemerkt man, dass diese Substanz und die Deckplatte überhaupt verschleimt, während das übrige Zellplasma noch normal ist und die Hämatoxylinfärbung nicht annimmt. Man muss in solchen Fällen annehmen, dass es sich da um Secrete handelt, welche durch Umwandlung des Protoplasmas entstehen.

Die obersten Alveolen sind allem Anscheine nach oben offen, es lässt sich wenigstens keine der Deckplatte angehörende Membran nachweisen, welche sie oben verschliessen würde; nur die Wolffsche Cuticula schliesst sie oben ab. Unten sind die Alveolenreihen an der Deckplattenbasis immer durch eine kontinuierliche Lamelle, die Basalschichte der Deckplatte, abgeschlossen, erst auf diese folgt (da wo die Deckplatte voll entwickelt ist) die eigentliche Zellmembran.

Die erste Frage, welche sich uns da aufwirft, betrifft die Genese der ganze Alveolenreihen enthaltenden Deckplatte. Wir wissen nämlich, dass ursprünglich bei ganz jungen Larven, z. B. in dem oben besprochenen 12 mm Stadium (Taf. 1/2 Fig. 19 bis 22), die Alveolen in der Deckplatte nur noch in einer einzigen Schichte lagen. Auf zweierlei Weise ist nun die Entstehung des neuen Zustandes erklärbar: Entweder verdickt sich die Deckplatte selbst, wobei sich die Alveolen durch Teilung vermehren, oder erfährt die Deckplatte einen Zuwachs von seiten des Endoplasmas, und die Alveolen entstehen durch Neubildung resp. durch Umwandlung der Strukturen des Endoplasmas. Eine dritte Lösung der Frage, nach der die Deckplatten der fertigen jungen Epidermis mit denen der jungen Entwickelungsstadien nichts zu tun hätten, sondern Neuerwerbungen an der Oberfläche von Ersatzzellen vorstellen würden, kann man nicht so leicht zulassen. Nicht die geringsten Gründe sprechen nämlich dafür, dass sich schon bei ganz jungen Ammocöten, um welche es sich hier handelt, die Oberfläche der Epidermis von Zeit zu Zeit erneuern sollte.

Es ist immer möglich, dass die Alveolenreihen durch Teilung der in einer Schichte liegenden Alveolen der Embryonalzeit entstehen. Gegen eine solche Annahme lassen sich wirklich keine Gründe anführen, doch kann man sich auf der anderen Seite wieder auf die Tatsache berufen, dass die Deckplatte sehr häufig durch Übergänge mit dem Endoplasma verbunden ist (Fig. 32 links), oder dass sich zwischen sie und das Endoplasma eine besondere, ebenfalls alveolär gebaute „intermediäre Schichte" einlagert (Taf. 3/4 Fig. 25, 27). Solche Fälle stellen jedenfalls immer nur Ausnahmen vor. In normalen Fällen wird die Deckplatte unten durch eine festere Exoplasmaschichte, welche direkt in die Zellmembran übergeht, abgeschlossen und grenzt direkt an das Endoplasma; trotzdem verdienen die letzteren Fälle schon da, wo wir aus dem Bau der fertigen Zelle auf die Genese ihrer Teile zu schliessen versuchen, eine Erwähnung.

Die intermediäre Schichte hängt da, wo sie vorhanden ist, immer mit der Zellmembran zusammen (Fig. 27!) und sieht so aus, als ob sie eine Verdickung derselben wäre, jedenfalls muss man sie ebenfalls zum Exoplasma der Zelle mit zurechnen. Sie ist, wie wir sagten, deutlich alveolär gebaut und hat vollkommen so ein Aussehen, als ob es sich in ihr um eine neue Appositionsschichte handeln würde, aus der eventuell durch Umordnen und Vergrössern der Alveolen das Material der Deckplatte zunehmen könnte. Ich finde eine solche Schichte schon bei jungen Ammocöten, bei denen die durch den Verschleimungsprozess noch nicht betroffenen Deckzellen sicher noch die ursprünglichen sind; sie ist hier ziemlich breit und ist gegen die eigentliche hier sehr gut entwickelte und lange Alveolenreihen enthaltende Deckplatte durch eine scharfe Grenze abgegrenzt. Sie sieht hier etwa so aus, als ob es sich in ihr um einen übrig gebliebenen Rest einer exoplasmatischen Appositionsschichte handeln würde, welcher sich hier schon nicht

mehr in die Deckplatte umwandeln konnte, auf seinem ursprünglichen Zustand stehen geblieben, und so zu einem bleibenden Bestandteile der Zelle geworden ist. Sehr häufig findet man ähnliche intermediäre Schichten in den Deckzellen erwachsener Petromyzonten, wo sie ganz bestimmt eine solche Bedeutung haben; es handelt sich hier nämlich, wie wir darauf unten besonders zu sprechen kommen, um neugebildete Deckzellen und Deckplatten, und die intermediäre Schichte stellt uns hier wirklich nur den Rest einer exoplasmatischen Zuwachszone, aus deren äusserer Partie die Deckplatte der Ersatzzelle entstanden ist. Die intermediäre Schichte kann hier einmal mit der Deckplatte, ein anderes Mal mit dem Endoplasma durch ganz allmähliche Übergänge verbunden werden. Die Grenze gegen die Deckplatte zu wird manchmal nur durch eine feine Linie bezeichnet, wobei die Strukturen beider Teile kontinuierlich ineinander übergehen (vergl. Taf. 3/4 Fig. 25). Auch solche Fälle findet man schliesslich, in denen die Deckplatte durch allmähliche Übergänge tief im Zellkörper beginnend mit dem Endoplasma zusammenhängt. Zu allen diesen Fällen kehren wir unten noch einmal zurück.

Wenn wir von der Struktur des Exoplasmas — der Deckplatte — sprechen, müssen wir natürlich auch jene des Endoplasmas respektieren. Es ist nicht ohne jedes Interesse, dass sich diese von der der Deckplatte sehr auffallend unterscheidet. Nirgends findet man im eigentlichen Endoplasma, welches doch die ursprünglichere Plasmaart vorstellt, eine so deutliche Alveolarstruktur, wie sie aus funktionellen Rücksichten in der Deckplatte entstanden ist, sondern das Endoplasma ist eher spongiös gebaut und da, wo es verschleimt ist, sieht man in ihm sogar eine sehr schöne spongiöse Struktur nach dem L e y d i g schen Typus. Es handelt sich da um festere Lamellen und Trabekeln eines „Morphoplasma“, welche zwischen sich flüssigers, helleres „Hyaloplasma“ enthalten (Taf. 3/4 Fig. 23

bis 25, 32). Auch in normalem, nicht verschleimtem Plasma ist dies, wenn auch nicht so deutlich, sichtbar. Bei der Bildung des Exoplasmas, auf die man nach vorhandenen Übergängen schliessen kann, sieht man nun, wie sich diese festeren Teile sammeln, dichter werden, und wie so eine schöne, ziemlich grobe Alveolarstruktur, welche hier also sekundärer Natur ist, entsteht. Die betreffende Partie grenzt sich scharf vom übrigen Protoplasma der Zelle ab, und erst von jetzt an kann man von einem Unterschiede zwischen Exoplasma und Endoplasma sprechen. Das Exoplasma verdichtet sich immer mehr und erreicht schliesslich jenen Konsistenzgrad, wie wir ihm bereits in den alten Exoplasmapartien begegnen. Der von uns gerade beschriebene Fall der Exoplasmabildung ist deshalb für uns wichtiger als manche andere, da bei ihm die Tonofibrillen nicht in Betracht kommen. Man sieht so ganz deutlich, dass die Exoplasmabildung von der Fibrillenbildung ganz unabhängig ist. Die Fibrillenbildung gesellt sich jedenfalls meistens und bei der Zellmembranbildung vielleicht immer zu der Exoplasmabildung und kompliziert dann, wie leicht erklärlich, den Prozess.

3. Die Verschleimung der Epidermis und die Regeneration der Deckzellen.

Bekanntlich wurde bis in die fünfziger Jahre des vorigen Jahrhunderts hinein die Epidermis der Fische einfach für eine Schleimschichte gehalten, und erst genauere Untersuchungen hauptsächlich an fixierten Objekten (Leydig) haben ihren cellulären Bau nachgewiesen. In der Tat enthält sie massenhaft Schleim und schleimähnliche Stoffe, welche grösstenteils — Teleostier — in besonderen Drüsenzellen vorbereitet werden, anderswo jedoch auch in typischen Epidermiszellen auftreten können und das bekannte schleimartige Wesen des Gewebes

bedingen. Genauere microchemische Untersuchungen würden uns jedenfalls davon belehren, dass es sich da um verschiedene Stoffe handelt, hier handelt es sich uns jedoch ausschliesslich um das Morphologische des ganzen Prozesses, und so genügt uns vielleicht die allgemeine Bezeichnung „Verschleimung“.

Die Verschleimung, die wir bereits mehrmals erwähnt haben, lässt sich hauptsächlich in der Epidermis der erwachsenen Tiere beobachten, obzwar sie stellenweise auch bei Ammocöten bemerkbar ist. Sie betrifft entweder nur die Deckzellen (manchmal nur deren Deckplatten) oder die beiden oberen Zellschichten, oder kann die ganze Epidermis bis auf die immer normal bleibenden Basalzellen durch sie betroffen werden. Ausserdem findet man Fälle, in denen nur hie und da einzelne Zellen der Deckschichte oder der unteren Schichten betroffen sind, aber auch umgekehrt solche, in denen inzwischen der verschleimten einzelne unverändert bleiben. Den letzteren Fall habe ich in der Textfigur 4 (S. 71) dargestellt. Manchmal hat es den Anschein, als ob nur die Zellen der zweiten resp. auch der dritten Schichte, nicht dagegen die Deckzellen verschleimen würden. Soviel ich zu erkennen vermag, ist dies nur scheinbar so, die Deckzellen sind nämlich in solchen Fällen noch viel weiter verändert, als die darunter liegenden Zellen, und haben wahrscheinlich ihr Secret schon nach aussen abgegeben; ihr Endoplasma ist so aufgelockert, dass es vollkommen ein anderes Aussehen erhält als das der normal verschleimten Zellen.

Der Verschleimungsprozess wurde von Maurer (1895) bei Petromyzon, Myxine und Bdellostoma, bei denen allen er auf gleiche Weise zu verlaufen scheint, beobachtet, doch macht der genannte Autor bloss darüber Angaben, auf welche Zellschichten er sich bezieht und geht nicht näher auf sein Wesen ein. Ein anderer Autor, der den Verschleimungsprozess bei

Petromyzon beobachtet hat, ist Kapelkin (1896). Dieser Autor zeichnet z. B. das veränderte Aussehen, welches dadurch die Epidermis erhalten kann und die dabei, jedoch, soviel ich beurteilen kann, nur in extremen Fällen vorkommende Auflösung des Zellenverbandes der interstitiellen Schichte. Ganz unrichtig schreibt er den sog. „Körnerzellen" der Epidermis die Fähigkeit zu, durch ihre Secrete das Epidermisgewebe gewissermassen zu durchtränken und dadurch zu verändern. Die mit dem Verschleimungsprozesse in einem kausalen Zusammenhange stehende Abstossung und nachherige Regeneration der Deckzellen erwähnt kurz in seiner Monographie Maurer. Er ist der Meinung, dass sich die Deckplatte aus Intercellularstrukturen der darunter liegenden Zellen regeneriert. Studnička, der den Regenerationsprozess ebenfalls beobachtet hat (1897 b), schliesst sich, was dessen Deutung betrifft, an Maurer an. Merkwürdigerweise erwähnt keiner von den übrigen Autoren, von denen sich manche mit der Epidermis von Petromyzon doch so genau beschäftigt haben, die hier in Betracht kommenden Prozesse.

Die Veränderungen, die man an den Zellen bei Verschleimungsprozessen beobachten kann, sind streng genommen ähnlicher Art, wie diejenigen, die man in gewöhnlichen (wirklichen) Schleimzellen, z. B. der Teleostierepidermis, beobachten kann (vergl. z. B. meine Abhandlung über die Epidermis von Lepadogaster vom Jahre 1906), nur eines unvergleichbar leichteren Grades. Die Zellen verschleimen, ohne dabei ihre Gestalt zu ändern und ohne sich zu vergrössern.

Die Struktur des bisher ziemlich dicht gebauten Protoplasmas wird bei diesem Prozesse bedeutend aufgelockert, so dass die Zellen ein ganz anderes Aussehen bekommen als gewöhnliche Epidermiszellen anderer Tiere. Die Zellmembran bleibt dabei fast immer unverändert. Die Auflockerung des Protoplasmas wird dadurch bedingt, dass sich in seinen Maschen,

im Hyaloplasma, eine mucinhaltige Flüssigkeit ansammelt, welche aber auch alle festeren Bestandteile des Protoplasmas, in den Deckzellen sogar auch die festen Lamellen der Deckplatte, durchtränkt. An Hämatoxylinpräparaten färben sich nun hauptsächlich diese festen Teile und zwar intensiv blau (Fig. 23), während das Hyaloplasma einen blasseren Ton derselben Farbe annimmt. Die Verschleimung betrifft niemals den ganzen Inhalt der Stachelzelle resp. Deckzelle. In der Regel ist die oberhalb des Zellkernes liegende Endoplasmapartie auf die eben angegebene Weise verschleimt und zwar bis direkt zur Zellmembran, welche selbst unverändert bleibt. Manchmal reicht die verschleimte Partie auch auf die Seiten des Zellkernes, dagegen bleibt fast immer das Endoplasma unterhalb des Zellkernes von diesem Prozesse verschont (Taf. 3/4 Fig. 24, 25). Nur einigemal, so in dem in der Textfigur 4 dargestellten Falle, in dem es sich um die Epidermis vom Rande des Saugnapfes handelte, war das ganze Plasma gewisser Zellen verändert. Das Aussehen der verschleimten Zellen ist sehr charakteristisch. Der Zellkern ist tief an die Basis der Zelle verschoben, oft sogar plattgedrückt (Fig. 25), und ist nur unten von einem dichten Plasma umgeben; der übrige von einem normalen, Fibrillen führenden Exoplasma umgebene Teil der Zelle ist an Eisenhämatoxylinpräparaten vollkommen klar und durchsichtig und zeigt eine ganz lockere spongiöse Struktur. An gewöhnlichen Hämatoxylin- oder an Hämalaunpräparaten ist er tief blau gefärbt. An Deckzellen ist, wie wir sagten, meistens auch die Deckplatte mit verschleimt, hat jedoch, da sie ihre ursprüngliche Struktur behält, an Eisenhämatoxylinpräparaten trotzdem das normale Aussehen. Sehr merkwürdig sind die oben schon erwähnten Fälle, in denen an Deckzellen nur die Deckplatte die Schleimreaktion zeigt, so dass es scheint, als ob sich zuerst in ihr der im übrigen Körper noch nicht nachweisbare Schleim abgelagert hätte. In Deckzellen kann der

Prozess hie und da so fortgeschritten sein, dass die Zellen entfernt an Schleimdrüsen erinnern. In einem homogenen Inhalte sieht man dann nur ganz spärliche Strukturen.

In allen Fällen erhält sich in den verschleimten Zellen der Zellkern, und die Zelle stirbt nicht ab. Die Zellen können sich übrigens, wie ich nach gewissen Zeichen schliesse, noch weiter teilen (Taf. 3/4 Fig. 29). Bei Selachiern (Torpedo) fand ich vielfach in analogen Zellen inmitten des veränderten Protoplasmas sehr schöne Mitosen.

Was die Rolle, welche den verschleimten Zellen zukommt, betrifft, so lassen sich da vor allem keine Wege erkennen, auf welchen ihre Secrete nach aussen abgeführt werden könnten. Es sind da keine nach aussen führenden Öffnungen vorhanden und es lässt sich an passend gefärbten Präparaten nachweisen, dass auch die Intercellulärlücken dem angedeuteten Zwecke nicht dienen können. Wahrscheinlich können nur die Deckzellen ihre Secrete im Wege der Deckplatte direkt nach aussen abgeben; sonst ist die einzige Art und Weise, auf welche die Schleimmassen, welche sich in der Epidermis mit der Zeit ablagern, zugunsten des Gesamtorganismus ausgenützt werden können diejenige, dass die Zellen in toto abgestossen werden und dabei mit ihrem Secrete die Epidermisoberfläche anfeuchten. Schon F. E. Schulze (1867) hat es geahnt, dass da etwas Ähnliches geschieht, und Maurer (1895) konnte direkt beobachten, dass die obersten Zellschichten bei Petromyzon abgestossen werden. Es ist vollkommen wahrscheinlich, dass es da bei einer einzigen Abstossung nicht bleibt, sondern dass die Zellen öfters abgestossen werden, so dass schliesslich auch die in tieferen Epidermisschichten liegenden verschleimten Zellen zur Geltung kommen[1]). Der Prozess der Abstossung hätte

[1]) Die Secretanhäufung ist jedenfalls die unmittelbare Ursache der Zellabstossung, es ist da aber auch ein Zweck vorhanden, wozu es geschieht. Der Prozess muss also auch von teleologischem Standpunkte aus betrachtet werden.

selbst nichts Interessantes an sich, aber der Umstand ist da sehr wichtig, dass die Epidermisoberfläche nach jeder Zellenabstossung immer von neuem regeneriert wird. Es bilden sich da, wie Maurer zuerst fand, an der entblössten Oberfläche der Stachelzellen neue Deckplatten, welche den alten vollkommen gleichen. Wir haben jetzt neue Deckzellen vor uns, welche nach einer Zeit wieder einer neuen Generation Platz machen müssen. Es ist begreiflich, dass dieser Prozess, bei dem es sich ja um die Regeneration einer exoplasmatischen Schichte handelt, für uns ungemein wichtig sein muss.

Bei Ammocöten habe ich niemals Zeichen gefunden, nach denen ich schliessen könnte, dass hier die Zellen abgestossen werden, obzwar auch hier bereits die obersten Stachelzellen verschleimen; ganz deutliche Spuren der Zellenabstossung finde ich nur bei erwachsenen Petromyzonten. Einen besonders instruktiven hierher gehörenden Fall habe ich bereits 1897 (b) abgebildet und zeichne diesmal einen anderen in der Fig. 30. Die Epidermis hat in diesen Fällen eine ganz unregelmässige Oberfläche, und die oberflächlich liegenden Zellen ein ganz verschiedenes Aussehen. Neben normalen und in verschiedenen Stadien der Ablösung begriffenen Cuticularzellen beobachtet man hier in den an die Oberfläche angekommenen Ersatzzellen alle möglichen Stadien der Deckplattenbildung. Hie und da sieht man noch ganze Reihen von abgelösten alten Deckzellen, die noch an der Oberfläche haften geblieben sind und die, soweit sie nicht (nach Verlust ihres Inhaltes) vollkommen geschrumpft sind, ein vollkommen verändertes Aussehen bekommen können. Besonders ihr Exoplasma verändert sich bedeutend[1]). In unseren Fig. 33 u. 34, Taf. 3/4, habe ich z. B. zwei solche Zellen abgebildet, und man sieht, dass sich an

[1]) Dieser Umstand ist sehr wichtig; man sieht daraus, dass es sich da nicht um Zellen handelt, welche sich vielleicht nur infolge einer Läsion der Epidermisoberfläche abgetrennt hätten.

ihnen die Deckplatte, wahrscheinlich noch bevor sich die Zellen vollkommen abgelöst haben, bedeutend verbreitert hat. Ähnliche Zellen, und zwar von Torpedo, von dessen Epidermis später die Rede sein soll, zeichne ich in den Fig. 45, 46, Taf. 5/6. Hier ist die Modifikation noch weiter fortgeschritten, und die ehemaligen Deckzellen sind von allen Seiten durch eine dicke Exoplasmaschichte umgeben, hier ist es die ehemalige Deck-

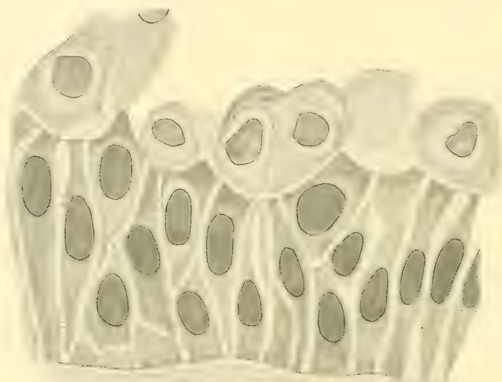


Fig. 3.

Epidermis von der Schwanzflosse, an der alle Zellschichten bis auf die Basalzellen abgeworfen oder abgestreift wurden. Die Basalzellen haben an der entblössten Oberfläche exoplasmatische Kappen ausgebildet. Zeiss, Apochr. 1. 5. Oc. 8. (Bei der Reproduktion verkleinert.)

platte und die Zellmembran, die sich so verändert haben. Höchst merkwürdig ist jedenfalls der oben abgebildete Fall (Textfig. 3), in dem von allen Zellschichten die Basalzellen allein übrig geblieben sind und jetzt den Körper an der betreffenden Stelle bedecken. Man sieht an ihren oberen, jetzt freien Enden ganz deutliche Exoplasmakappen.

Viel interessanter ist die Regeneration der Deckplatte aus dem Endoplasma der Stachelzellen.

Maurer und in Übereinstimmung mit ihm Studnička haben die Sache ehemals so erklärt, als ob sich die neue Deckplatte aus der zwischen den Deckzellen und den obersten Stachelzellen sich befindenden Schichte der Intercellularstrukturen (Zellbrücken) entwickeln würde, die ja beim Ablösen der Deckzellen (vorausgesetzt natürlich, dass sie dabei nicht mit abreissen) freigelegt werden. Man kann zahlreiche Bilder finden, und ein sehr überzeugendes dieser Art habe ich seinerzeit abgebildet (1897 b, Fig. 1), an denen man die neuregenerierte Deckplatte wirklich im Zusammenhange mit den Intercellularstrukturen sieht; auch diesmal zeichne ich einen ähnlichen Fall, der sich aber nur scheinbar in diesem Sinne deuten lässt (Taf. 3/4 Fig. 31). Wie ich mich seit der Zeit davon überzeugen konnte, verhält sich die Sache etwas anders. Die Deckplatte regeneriert sich nicht aus den Zellbrücken, die in diesem Falle ja fadenförmig und nicht lamellenartig, wie ich es im Jahre 1897 (b) vorausgesetzt habe, sondern sie wird lange bevor noch die Sternzellen blossgelegt werden, im Protoplasma der Zellen, als eine den oberen Pol der Zelle einnehmende Rindenschichte, als ein wirkliches Exoplasma gebildet.

In der Fig. 32 Taf. 3/4 zeichne ich einige Stachelzellen aus den obersten Zellschichten einer stark verschleimten Epidermis von Petromyzon fluviatilis, die demnächst ihre Deckzellen abstossen und die Deckplatten regenerieren wird. Die Deckzellen sind hier, abgesehen von einigen Kleinigkeiten, noch ganz normal und lebensfrisch. Die Vacuolen, die man in ihrem Protoplasma sieht und die übrigens in diesen Zellen keine Seltenheit sind, sprechen am wenigsten dafür, dass die Zellen in der nächsten Zeit abgestossen sein müssten, aber trotzdem findet man in den darunter liegenden Stachelzellen schon einen Ersatz für die Deckplatte. Es hat sich hier an ihrem oberen Pole eine breite kappenartige, zuerst eher spongiös als alveolär gebaute Exoplasmapartie ausgebildet. Auf den ersten Blick könnte

5*

man meinen, dass es sich da einfach um eine Partie unveränderten (nicht verschleimten) Plasmas handelt, denn gleich darunter ist das Plasma stark verschleimt, doch eine genauere Untersuchung zeigt, dass die betreffende Partie seitlich direkt mit der Zellmembran zusammenhängt und dass das wirkliche unveränderte Endoplasma, das ja immer nur unterhalb des Zellkernes erhalten bleibt, einen ganz anderen Habitus hat. Dieses ist übrigens an seiner Oberfläche meistens von einer inneren dünnen mit der oben erwähnten zusammenhängenden Zellmembran umgeben. Das Aussehen der exoplasmatischen Kappe kann sehr verschieden sein. In unserer Abbildung (Fig. 32) zeigt z. B. die rechts abgebildete Zelle viel lockerer gelagerte Morphoplasmamaschen als die linke, aber die Struktur kann in anderen Fällen noch dichter werden. Meistens findet man an den unmittelbar an die Oberfläche angelangten Ersatzzellen eine schöne alveoläre Struktur der Kappe (Fig. 30) und dann, und dies ist sehr wichtig, eine radiäre oder parallele Anordnung der Lamellen, je nach der Gestalt des oberen Poles der Zelle. Falls die zur Oberfläche senkrecht gestellten Lamellen etwas dicker geworden sind als die anderen und falls sich die Kappe dazu nach unten noch etwas schärfer abgegrenzt hat, haben wir im letzteren Falle schon vollkommen das Bild, wie es die normale primitive Deckplatte liefert[1]). Die Zellbrücken, die ja früher schon mit der Zelloberfläche und somit auch mit der exoplasmatischen Kappe im Zusammenhange standen, beteiligen sich also nicht in nennenswerter Weise an dem Regenerationsprozesse.

Was die Neubildung der Deckplatte betrifft, so können wir da an den von uns soeben beschriebenen Prozess dieselben Betrachtungen anknüpfen, wie sie uns bereits oben bei einer

[1]) Nicht nur die exoplasmatische Kappe, sondern auch das übrige Exoplasma der Zellmembran hat an manchen solcher Zellen einen alveolären Bau.

anderen Gelegenheit (S. 57) beschäftigt haben. Noch deutlicher als anderswo kann man hier Schritt für Schritt verfolgen, wie durch Verdichtung der ursprünglichen Protoplasmastruktur eine Vorstufe des Exoplasmas entsteht und wie dann, nachdem die Veränderung einen gewissen Grad erreicht hat, mit einem Mal eine scharfe Grenze zwischen dem Endoplasma und Exoplasma erscheint. Diese scharfe Grenze gehört zur Regel; trotzdem kann man aber auch hier Ausnahmsfälle beobachten, in denen allmähliche Übergänge zwischen der exoplasmatischen Kappe und dem Endoplasma erhalten bleiben.

Die neugebildete Deckplatte kann der ursprünglichen so ähnlich sein, dass man in speziellen Fällen nicht erkennen kann, mit welchem Zustande man zu tun hat. Ich halte z. B. alle jene Fälle, in denen man allmähliche Übergänge zwischen der Deckplatte und dem Endoplasma oder zwischen der Deckplatte und der oben erwähnten intermediären Schicht findet, für verdächtig. Immer kann es sich hier ebensogut und eigentlich noch eher um unfertige Deckplatten als um unten nachwachsende handeln (Fig. 25!). Bei geschlechtsreifen Petromyzonten findet man besonders oft und zwar auch an solcher Epidermis, die sonst keine anderen Regenerationszeichen aufweist, allmählich in das Endoplasma übergehende Deckplatten, welche eine nähere Besprechung verdienen.

Man kann an solchen Zellen sehr deutlich beobachten, wie sich die Trabekeln des Morphoplasmas im oberen Teile des Endoplasmas anhäufen und wie sie sich in radiärer Richtung anordnen. Noch weiter gegen die Peripherie der Zelle zu kann man vollkommene Vacuolen (und Vacuolenschichten) beobachten, die sich noch weiter auf die bekannte Weise zu Vacuolenreihen orientieren, und so resultiert daraus schliesslich am Rande der Zelle eine ganz typische Deckplatte, der zuerst nur noch die scharfe Abgrenzung gegen die darunter liegenden Schichten fehlt. Sogar auch eine Wolffsche Cuticula erscheint an der

Oberfläche dieser neuen Deckplatten[1]), und es bilden sich auch neue Schlussleisten zwischen ihnen. Das Interessante bei diesem Prozesse ist die Anordnung der Hauptlamellen des plasmatischen Stützwerkes; dieselben sind immer und zwar auch noch im Inneren der Zelle in der Nähe des Endoplasmas, womöglich senkrecht zu der oberen Zelloberfläche, angeordnet. Nur ganz unten, da wo die ganze Exoplasmastruktur an das Endoplasma grenzt, weichen die stärksten Trabekeln resp. Lamellen seitlich aus und verbinden sich mit der Zellmembran (Fig. 25). Der Zusammenhang mit der Zellmembran ist also auch in diesen Fällen besonders auffallend und ist leicht erklärlich; es handelt sich in beiden um mechanische Strukturen, welche die Zelloberfläche fester machen sollen.

Ausser den gerade beschriebenen Fällen findet man, wie bereits oben gesagt wurde, auch solche, in denen sich oben eine regelmässig gebaute Deckplatte und darunter eine intermediäre Schichte beobachten lässt. Die Alveolenreihen resp. Lamellensysteme der letzteren korrespondieren genau mit denen der darüber liegenden, von der intermediären Schichte jedoch durch eine scharfe feine Linie — eine Membran — getrennten Deckplatte. Der soeben beschriebene Fall würde, wie wir bereits früher bemerkten, dafür sprechen, dass die oben beschriebene Exoplasmaschichte nicht als Ganzes zum Bau einer neuen Deckplatte verwendet werden muss; es kann auch ein Rest in der Gestalt einer intermediären Schichte unter der Deckplatte übrig bleiben (Fig. 25).

Am Ende dieses Abschnittes soll noch auf einen Umstand aufmerksam gemacht werden. Zwischen vollkommen normalen Deckzellen (die jedenfalls nicht die ursprünglichen sein brauchen!) kommen manchmal verschleimte Zellen vor, die von

[1]) Wie sie hier entsteht, ob vielleicht aus der ehemaligen Zellmembran lässt sich nicht entscheiden.

becherförmiger Gestalt sind und deren Grösse viel bedeutender ist, als jene der benachbarten typischen Deckzellen, so dass ihre unteren kernhaltigen Partien schon im Bereiche der darunter liegenden obersten Stachelzellen liegen. Sehr schöne und bedeutend grosse Zellen solcher Art fand ich z. B. am Rande des Saugnapfes von Petromyzon fluviatilis und stelle sie in der

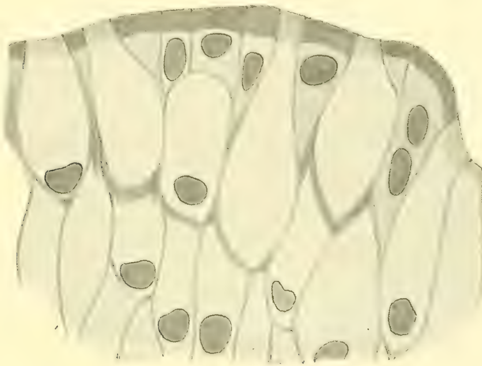


Fig. 4.
Partie der Epidermis mit verschleimten Zellen vom Rande des Saugnapfes von Petromyzon fluviatilis. Zeiss, Immers. 1/12. Oc. 3.

Textfigur 4 dar. An ihrer oberen freien Fläche besitzen solche Zellen selten eine normale Deckplatte, meistens kann man da nur eine allmählich in das Endoplasma übergehende senkrechte Streifung beobachten, welche auch hier der Ausdruck von Alveolenreihen resp. der solche voneinander trennenden „Hauptlamellen“ ist. Es lässt sich nicht im geringsten bezweifeln, dass wir da die von einigen Autoren, von F. E. Schulze (1867)[1]) und von Foettinger (1876), beschriebenen „Becher-

[1]) Nach Schulze sollten sich die Zellen oben öffnen und ihren Inhalt entleeren. Von so etwas kann hier jedenfalls kaum die Rede sein.

zellen" vor uns haben, welche später Kapelkin (1896) vergeblich gesucht hat.

Die Deutung der soeben beschriebenen Bilder ist meiner Ansicht nach etwa die folgende: Es ist vorerst ausgeschlossen, dass es sich da um wirkliche Drüsenzellen besonderer Art handeln könnte, es sind das eben nur stark verschleimte Epidermiszellen, ursprünglich derselben Art wie die anderen, und nur die durch starke Secretansammlung bedingte Grösse und Gestalt macht sie so auffallend. Man kann ihre becherförmige Gestalt und ihre auffallende Länge auf zweierlei Weise erklären. Entweder handelt es sich um Deckzellen, welche sich etwas abweichender gestaltet haben, und welche etwas auffallender verschleimt sind als die übrigen oder, und dies ist viel plausibler, sind es ehemalige Stachelzellen der zweiten oberen Zellschichte, welche hie und da nach Verlust der darüber liegenden Zellen die so entstandenen Lücken durch ihre Körper ausgefüllt haben oder die sich vielleicht hie und da beim Wachstum des Gewebes selbst zwischen den Deckzellen zu der freien Oberfläche verschoben haben. Sie haben, wie wir sagten, selten eine vollkommene Deckplatte, und die Andeutungen der Deckplattenstruktur, welche man an ihrer Oberfläche findet, lassen sich kaum durch regressive Prozesse erklären. Es handelt sich da jedenfalls wieder um einen Fall der Deckplattenneubildung. Vollkommen ähnliche Zellen findet man auch bei Myxine, und wir werden später in dem betreffenden Kapitel darauf zurückkommen.

4. Die Wolffsche Cuticula.

(Taf. 3/4, Fig. 27, 29.)

Sie wurde von Wolff (1889) gefunden und fast alle Autoren, die sich seit ihm mit der Epidermis von Petromyzon beschäftigt haben erwähnen sie, namentlich Maurer, Renaut, Studnička, K. C. Schneider; letzterer als eine


Fig. 47


Fig. 48.


Fig. 49


Fig. 50.

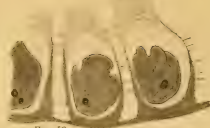
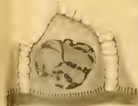
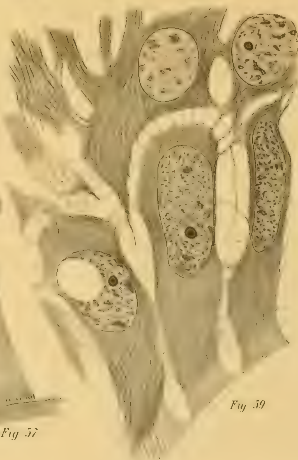

Fig. 56.


Fig. 51


Fig. 52


Fig. 53


Fig. 54


Fig. 59

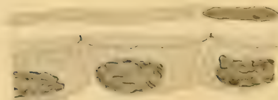

Fig. 55.


Fig. 58.


Fig. 57

„Limitans". Renaut rechnet sie mit zum Exoplasma der Zellen, doch alle anderen halten sie für eine selbständige Schichte.

Wie es oben gesagt wurde, lässt sich schon bei 12 mm langen Larven auf der Oberfläche der Deckplatte eine dünne selbständige Schichte nachweisen, welche die Deckzellen kontinuierlich bedeckt und annähernd den Habitus einer Evertebratencuticula hat. Viel deutlicher ist diese Schichte bei Ammocöten und erwachsenen Petromyzonten, wo sie eine fast konstante Erscheinung ist. Wo sie fehlt, kann man annehmen, dass sie bei irgend einer Gelegenheit abgestreift wurde.

Das Aussehen der Wolffschen Cuticula ist in allen diesen Fällen ungefähr dasselbe, wie wir es bei Amphioxus oben beschrieben haben. Manchmal, doch sehr selten, scheint sie homogen zu sein, meistens zeigt sie einen schaumigen Bau (manchmal mit ziemlich grossen Vacuolen), oder zerfällt schliesslich körnig (Taf. 3/4, Fig. 27). Ihre Konsistenz kann keine zu grosse sein, man findet in ihr übrigens hie und da kleine Zellen, die aus der Epidermis abgestossen wurden eingeschlossen. Ihre Dicke ist recht verschieden. Manchmal handelt es sich nur um eine minimal dicke Schichte, ein anderes Mal ist sie etwa so dick oder noch dicker als die darunter liegenden Deckplatten und es scheint dann, als ob die Epidermis einfach aussen von einer Schleimschichte bedeckt wäre. Besonders im letzteren Falle kann man deutlich beobachten, dass ihre äussere Oberfläche mit der unteren nicht überall parallel sein muss. Man sieht an ihr stellenweise Erhebungen und Verdickungen. Die Cuticula liegt den Deckplatten der Epidermiszellen direkt an; manchmal sieht man jedenfalls, dass sie sich von einzelnen Zellen oder ganzen Zellgruppen abgelöst hat, doch ist so etwas durch eine bei der Fixierung zustande gekommene Schrumpfung zu erklären (Fig. 29). Sie lässt sich mit allen Plasmafarbstoffen färben und erscheint an normal gefärbten Eisenhämat-

oxylinpräparaten grau. Ihre Substanz ist sicher von der der Exoplasmalamellen der Deckplatte wesentlich verschieden und ist viel ähnlicher dem unveränderten Endoplasma der Zellen. Wichtig ist, dass niemals, und zwar auch an stark verschleimten Deckzellen nicht, diese Schichte die Schleimreaktion gibt. Sie bleibt bei dem Verschleimungsprozesse unverändert. Besondere Strukturen lassen sich in ihr nicht nachweisen.

Ausser an der ursprünglichen Epidermisoberfläche lässt sich die Wolffsche Cuticula oder wenigstens eine ihr ganz ähnliche Schichte auch an der Oberfläche der regenerierten Deckzellen nachweisen. Sie erscheint hier etwas später, nachdem sich die Gestalt der Zelle und die Deckplatte definitiv entwickelt haben.

Die eigentliche Bedeutung der Cuticula ist auch bei Petromyzon sehr rätselhaft. Besonders hier hat sie sehr oft so ein Aussehen, als ob es sich in ihr einfach um eine Schichte auf der Epidermisoberfläche abgelagerten Secretes handeln würde. Gegen eine solche Auffassung spricht, abgesehen von anderen Umständen, das Verhalten der Schichte gegenüber den Farbstoffen; ihre Substanz unterscheidet sich von allen Secreten der Epidermiszellen, soweit man dieselben im Inneren der Zellen beobachten kann [1]), und stimmt auffallend mit dem Protoplasma überein. Gerade bei Petromyzon konnte ich das erste Auftreten dieser Schichte weder an jungen Epidermiszellen noch an regenerierten Zellen beobachten — immer fand ich die Schichte schon als fertig auf — und so kann ich auf Grundlage meines Materials nicht beurteilen, inwiefern die oben ausgesprochene Hypothese richtig ist. Sehr wahrscheinlich ist es, dass es sich auch hier um eine besondere Art von extracellulärem gemeinschaftlichem Exoplasma handelt, welches von dem

[1]) Ich nenne hier die Secrete der verschleimten Epidermiszellen und jene der sog. Körnerzellen. Auch ein Secret der Kolbenzellen kann hier nicht in Betracht kommen.

spezialisierten Exoplasma der Zellen auf irgend welche Weise abstammt. Die Verwandtschaft dieser Schichte mit einer Evertebratencuticula kann jedenfalls nur eine sehr entfernte sein.

5. Die Basalstrukturen der Basalzellen.

(Taf. 7/8, Fig. 50, 51.)

Als „Basalzellen“ fasse ich in der Epidermis von Petromyzon diejenigen Zellen, die mit ihrem Körper und mit einer breiten Fläche dem darunter liegenden Corium aufsitzen, zusammen. Man muss sie von solchen Zellen unterscheiden, deren Körper schon in der darüber liegenden Stachelzellenschichte liegen und die nur einen dünnen Ausläufer zu der unteren Oberfläche aussenden. Natürlich findet man alle Übergänge zwischen diesen Zellarten.

Die typischen Basalzellen von Petromyzon unterscheiden sich in ihrem oberen Teile, wie wir es bereits oben hervorgehoben haben, kaum von den Stachelzellen. Die Zellmembran ist im oberen Teile der Zellen dünn und schliesst eine grosse Endoplasmapartie ein. Im unteren Teile der Zelle, der uns hier besonders interessieren wird, spielt die Zellmembran oder, sagen wir lieber, das Exoplasma eine viel grössere Rolle, was durch die mechanische Funktion der Zellen leicht erklärlich ist. Man findet alle Übergänge von einem solchen Falle, in dem sich die Zellmembran an der unteren das Corium berührenden Oberfläche nur etwas auffallender verdickt (Fig. 50), bis zu solchem, in dem der ganze untere Abschnitt der Zelle aus Exoplasma besteht, so dass das Endoplasma hier nur an die unmittelbare Nähe des Zellkerns beschränkt wird. In jedem Falle vermehrt sich im unteren Teile der Zellen also das Exoplasma, und man kann sogar von „basalen Exoplasmamassen“ sprechen.

Das Exoplasma des Basalabschnittes ist mittelst Zellbrücken mit dem der benachbarten Zellen verbunden, und zwar kommen

solche auch an dem untersten Rande der Zellen (Fig. 51) vor. Überall kann man in ihm die durch Tonofibrillen bedingte faserige Struktur beobachten, die hier viel auffallender ist als in gewöhnlichen Zellmembranen. Die Anordnung der Tonofibrillen ist in allen Fällen, und zwar auch dort, wo nur die Basaloberfläche der Membran verdickt ist, dieselbe. Immer breiten sich hier die von oben aus der Zellmembran des oberen Zellabschnittes resp. durch die Zellbrücken von oben hierher kommenden Tonofibrillen über den ganzen Bereich des basalen Exoplasmas aus und endigen an der unteren freien Fläche der Zellen (Fig. 51). Eine besondere Basalplatte, wie wir sie bei Amphioxus sahen, kommt bei Petromyzon nicht vor, die Renautsche (1897) Angabe von einem „Plateau basal, tout à fait distinct de la vitrée, soit homogène, soit strié dans le sens de la hauteur" lässt sich, wie wir gleich sehen werden, in einem ganz anderen Sinne deuten. Nur selten scheint es, dass das Exoplasma unten von einer festeren Schichte begrenzt wird, aber an günstigen Stellen kann man sich davon überzeugen, dass dies eine ganz andere Bedeutung hat. Die Tonofibrillen verdicken sich unmittelbar vor ihrem Endigen etwas, und dies kann manchmal den Eindruck machen, als ob sich zu unterst in der Zelle eine besondere Schichte von senkrecht stehenden kurzen Stäbchen befinden würde. Anderswo kann man solche Verdickungen nicht beobachten und die Fasern sind bis zu ihrer Endigung gleich dünn. Die Endigung geschieht, soviel man an gewöhnlichen Präparaten sehen kann, genau im Niveau der unteren Oberfläche, und nirgends sind bei Petromyzon die Basalzellen mit den darunter liegenden Coriumschichten durch zellbrückenähnliche dichte Fortsätze verbunden, wie es von manchen Seiten (jedoch für andere Objekte) angegeben wurde[1]). Eigentümlich ist die folgende Er-

[1]) Nur nebenbei erwähne ich hier, dass ich bei Petromyzon nirgends die von F. E. Schulze (1867) angegebene Verzahnung der Basalzellen mit dem Corium gefunden habe.

scheinung: An einer Reihe von mittelmässig gut fixierten Objekten fand ich, dass sich die Basalzellen von dem darunter liegenden Corium abgelöst haben und konnte mit der Hilfe der stärksten mir zur Disposition stehenden Vergrösserungen ganz deutlich beobachten, dass die Oberfläche des letzteren dicht mit kurzen stäbchenartigen Gebilden besetzt war (vergl. Taf. 7/8 Fig. 50). Die einzig mögliche Erklärung dieser Erscheinung ist die folgende: Es handelt sich um die stäbchenartigen Anschwellungen der Protoplasmafasern, die mit dem Corium resp. der Basalmembran so fest zusammenhängen, dass sie sich beim Ablösen der Zellen eher oben von der übrigen Protoplasmafaser abtrennen und aus dem sie umgebenden Plasma ausreissen, als dass sie sich vom Corium trennen würden[1]). Vielleicht sind es solche Bilder, die zu der Annahme einer zellbrückenähnlichen Verbindung mit dem Corium die Veranlassung gegeben haben.

6. Die sog. Basalmembran und das Corium.

Eine Basalmembran wird z. B. von Pogojeff (1889) erwähnt, und zwar soll sie nach ihm „aus einem Geflecht feinster Bindegewebsfasern" bestehen. Es wäre dies also keine wirkliche Basalmembran, denn eine solche stellt man sich immer in der Gestalt einer zu der Basalfläche des Epithels selbst gehörenden und von diesem gebildeten membranartigen Schichte festerer Substanz vor. Renaut (1897) findet an der unteren Oberfläche der Epidermis eine doppelkonturierte „membrane vitrée". Endlich erwähnt Kapelkin (1897) eine mit zahlreichen, wie er meint, wahrscheinlich den Nervenfasern zum Durchtritt dienenden Öffnungen versehene Basalmembran.

---

[1]) Es ist übrigens nicht ganz ausgeschlossen, dass es keine einfache Anschwellungen der Fibrillen sind, sondern Gebilde, die durch Verklebung mehrerer von solchen entstehen.

Bei meinen eigenen Untersuchungen fand ich sehr oft, durchaus aber nicht immer, an der Grenze zwischen der Epidermis und dem Corium eine dünne, meist doppelt konturierte membranartige Schichte, die meistens durch ihre sehr auffallende Färbbarkeit hervortrat. Mit gewöhnlichem Hämatoxylin (Delafield) färbte sie sich intensiv blau, an Eisenhämatoxylinpräparaten trat sie durch ihre schwarze Farbe auf (Taf. 7/8 Fig. 50). Einmal konnte ich diese Schichte auch an einem Präparate ganz deutlich beobachten, wo sie sich (es war das ein Hämatoxylinpräparat) nicht gefärbt hat. Es handelte sich um eine Stelle, an der sich die Epidermis von der Unterlage etwas abgelöst hat, und da sah man die Membran, die sich ebenfalls und zwar sowohl von der Epidermis wie auch vom Corium abgelöst hat, inmitten zwischen beiden. Man kann daraus ersehen, dass die Membran auch in jenen Fällen vorhanden sein kann, in denen sie sich nicht durch Färbung nachweisen lässt. Sie präsentiert sich in diesen Fällen meist nur als ein scharfer, etwas lichtbrechender oberer Rand des Coriums. Es ist somit möglich, dass sie eine allgemeinere Verbreitung hat, als man sich denken könnte.

Eine besondere faserige Struktur konnte ich an der Basalmembran auch dort, wo sie günstig gefärbt war, nicht beobachten, doch bemerke ich gleich, dass ich mich spezieller Methoden, die solche sicher zeigen würden (Bielschowsky — an dünne Schnitte angewendet), nicht bedient habe. Etwas anderes, was mir in einem günstigen Falle nachzuweisen gelungen ist, ist der Umstand, dass die Membran fein perforiert ist. Die Abstände, in denen sich die helleren Stellen, welche man für Poren halten könnte, voneinander befinden, entsprechen denjenigen, in denen die oben erwähnten „Basalstäbchen" liegen, und so muss man annehmen, dass die Stäbchen auf diese Weise in Lücken oder grubenartigen Vertiefungen der vermeintlichen Basalmembran befestigt sind.

Aus Gründen, die ich anderswo (Myxine!) anführen werde, halte ich die soeben beschriebene Schichte für keine wirkliche von seiten der Basalzellen ausgeschiedene und somit zur Epidermis mit zugehörende Basalmembran. Es handelt sich, wie wir noch an anderen Beispielen näher beweisen werden, nur um eine stark veränderte und verhärtete Oberflächenschichte des Coriums, welche sich, da sie eine andere Konsistenz hat, als das übrige Corium von diesem unter Umständen samt der darüber liegenden Epidermis ablösen kann.

7. Intercellularverbindungen zwischen Epidermiszellen und Bindegewebszellen.

Durch die sorgfältigen Untersuchungen Schubergs (1903) ist sichergestellt worden, dass bei einer Reihe von Vertebraten die Epidermiszellen mit Bindegewebszellen des Corium in direktem Zusammenhange stehen. Dem genannten ist, wie er schon in seinen vorläufigen Mitteilungen (1891) berichtet, unter anderem auch bei Petromyzon etwas Ähnliches zu finden gelungen. Bei meinen eigenen Untersuchungen habe ich auch auf diese Verbindungen Rücksicht genommen, und zwar handelte es sich mir vor allem darum, festzustellen, was sich eigentlich, ob das Endoplasma der Epidermiszellen oder nur das Exoplasma mit den darunter liegenden Zellen des Corium verbindet. Ich sehe, wie ich es anderswo näher auseinandergelegt habe (vergl. z. B. meine Arbeit 1903 b), in den Bindegewebszellen nur „Endoplasmazellen", zu denen als Exoplasma die fibrillenhaltige Grundsubstanz des Gewebes zugehört und dachte mir daher ursprünglich, dass es etwas eigentümlich wäre, wenn sich das feste, vor allem mechanische Aufgaben besorgende Exoplasma mit dem weichen Endoplasma verbinden sollte.

Bei meinen auf einer grossen Anzahl von verschieden gefärbten Präparaten ausgeführten Untersuchungen kam ich zu

dem Resultate, dass die hier in Betracht kommenden Verbindungen eigentlich nur stellenweise eine etwas auffallendere Rolle spielen. An vielen der von mir untersuchten Hautstellen sind die Zellen im Corium äusserst spärlich und fehlen manchmal in den oberen Partien des Corium vollkommen, und es ist dann ganz unmöglich, die eventuell da vorhandenen Verbindungsfasern aufzufinden. Abgesehen davon bin ich der Meinung, dass in solchen Fällen, bei erwachsenen Tieren wenigstens ganz sicher, die Verbindung unterbrochen ist oder niemals existierte. In den allermeisten Fällen endigen nämlich die Basalzellen unten vollkommen glatt und es lassen sich an ihnen nirgends die Wurzeln der Fortsätze, die doch sichtbar sein müssten, nachweisen. An einigen Präparaten, in denen in der oberen Schichte der Epidermis reichliche günstig gefärbte Bindegewebszellen lagen und an denen dazu die Fibrillensubstanz fast ungefärbt war (Eisenhämatoxylinpräparate) konnte ich die Verbindungen deutlich beobachten, aber auch an solchen Präparaten musste man auf folgende Umstände Rücksicht nehmen: Das Corium von Petromyzon ist, wie allgemein bekannt, von senkrecht aufsteigenden Fibrillenbündeln versehen. Da, wo ein solcher Bündel auf die Oberfläche des Corium tritt, ist dieselbe an Präparaten fast regelmässig etwas eingezogen, was man sich durch Schrumpfung der senkrechten Fibrillenzüge leicht erklären kann. Nun kann dabei auch die dem Corium fest anliegende untere Oberfläche der Basalzellen zipfelförmig ausgezogen sein, und so erhält man Bilder, von denen man schwören könnte, dass es sich da um Zellverbindungen handelt[1]). Dazu kommt noch folgendes hinzu: gerade an solchen Präparaten, an denen die übrigen Fibrillenmassen nach Eisenhämatoxylin entfärbt sind, bleiben diese aufsteigenden Züge grau gefärbt und sehen wie Plasmafädchen aus. Nun ist es

[1]) Schuberg (1903) erwähnt solche und sagt, dass sie früher öfters für plasmatische Verbindungen gehalten wurden.

selbstverständlich, dass sich die wirklichen plasmatischen Stränge, die sich im Corium befinden, in ihrem Verlaufe nach dem der Fibrillen richten müssen, und wirklich verlaufen viele von ihnen parallel mit den aufsteigenden Bindegewebsfasern; auf diese Weise kann man selten, wo man senkrecht aufsteigende, oben mit den Basalzellen, unten mit Bindegewebszellen zusammenhängende Linien findet, genau nachweisen, dass es plasmatische Zellverbindungen sind. Nur dicke, unregelmässig verlaufende, deutlich mit beiden Zellarten zusammenhängende Züge halte ich mit gutem Gewissen für solche. Immer, wo ich solche gesehen habe — und eine solche Stelle habe ich in der Fig. 47 Taf. 7/8 abgebildet — sah ich, dass die Basalzelle unten kegelförmig ausgezogen war. Ob sich der, in solchen Fällen immer dunkel gefärbte, Verbindungsstrang mit dem Exoplasma oder dem Endoplasma verbindet, konnte ich meistens nicht entscheiden. Nur einmal fand ich eine etwas günstigere Stelle, an der das basale Exoplasma verhältnismässig dünn war, und da konnte ich deutlich sehen, dass es sich im Ansatzkegel der Verbindungen ebenfalls nach unten ausbuchtet und am Gipfel des Kegels fehlt. Die Zellverbindung würde in diesem Falle also doch mit dem Endoplasma zusammenhängen, in anderen Fällen hängt es, wie alles dafür spricht, nur mit Exoplasma zusammen. Eigentlich hat auch der soeben erwähnte Fall nichts Besonderes an sich und bedeutet sicher nur einen abnormen Zustand. Ich erinnere darauf, dass ich bereits vor Jahren (1903 b) einen Fall beschrieben habe, in dem sich protoplasmatische Fortsätze mit einer festen Zellmembran verbinden. Es handelte sich damals um die Art und Weise, wie Mesenchymzellen mit benachbarten jungen Knorpelzellen zusammenhängen. Ein Zusammenhang des Endoplasmas resp. des frischen Protoplasmas der einen Zelle mit dem Exoplasma einer anderen wäre danach nichts Unmögliches.

Wie aus dem Vorangehenden hervorgeht, kann man die

Intercellularverbindungen zwischen den Epidermiszellen und den Bindegewebszellen für keine allgemein verbreitete Erscheinung halten; sie fehlen auch anderswo ganz sicher; ich erwähne da z. B. Amphioxus, bei dem man sie doch, wenn sie da vorhanden sein würden, besonders leicht entdecken müsste. Eben deshalb darf man diesen Verbindungen keine besondere Wichtigkeit zuschreiben. Dass die Verbindungen noch mehr an Bedeutung verlieren, wenn man sich auf den Standpunkt der Exoplasmalehre stellt, ist selbstverständlich[1]).

III. Myxine glutinosa.

(Taf. 7/8, Fig. 48, 49, Taf. 11/12, Fig. 82.)

Das von mir untersuchte Material — es waren das erwachsene Exemplare der oben genannten Art — habe ich mir vor Jahren an der biologischen Station in Bergen konserviert. Die Präparate sind meistens mit der Zenkerschen Flüssigkeit — etwas auch mit Sublimat — fixiert und hauptsächlich mit Eisenhämatoxilin gefärbt.

Die allgemeinen Verhältnisse der Epidermis von Myxine findet man in den Arbeiten von Maurer (1895) und Retzius (1905) beschrieben. Es handelt sich um ein mehrschichtiges Epithel, das demjenigen von Petromyzon nicht gerade unähnlich ist. Hier werden wir uns nur mit Einzelheiten beschäftigen.

1. Die Zellmembran.

Die Zellmembran hat bei Myxine ursprünglich genau dasselbe Aussehen wie bei Petromyzon; man kann auch da ein Exoplasma, in dem dichte Tonofibrillen verlaufen, unterscheiden.

---

[1]) Sie haben eben nur dann eine gewisse theoretische Bedeutung, wenn man in den Bindegewebszellen „Elementarorganismen" erblickt, und da ist gerade Schuberg ein Anhänger dieser Anschauungsweise.

Die Tonofibrillen sind in den Stachelzellen und den Cuticularzellen meist recht undeutlich, dagegen treten sie in den Basalzellen und hauptsächlich in deren unterem Teile (in dem basalen Exoplasma) sehr auffallend auf. Die Stachelzellen der oberen drei oder vier Schichten verschleimen, wie bereits bei Maurer erwähnt (1895), auch bei Myxine sehr oft zusammen mit den Deckzellen, und man findet hier Bilder, die vollkommen an jene bei Petromyzon erinnern. Durch diesen Prozess entfremdet sich das Endoplasma noch mehr dem Exoplasma, und nur im unteren Teile der Zellen, unterhalb der Zellkerne, erhält es sich in seinem ursprünglichen Zustande. An verschleimten Zellen konnte ich einige Male eine ganz eigentümliche Auflösung der sonst kompakt gebauten Zellmembran beobachten. Es schien, als ob hier auch die Zellmembran, wenigstens am oberen Ende der Zellen, vom Verschleimungsprozesse betroffen wäre, so dass jetzt nur netzartige, hauptsächlich aus locker liegenden Tonofibrillen bestehende Strukturen ihre Stelle einnehmen. Ich werde diese Erscheinung beim Besprechen der Selachierepidermis, wo sie unter Umständen noch deutlicher erscheint, genauer beschreiben.

An der Zellmembran der Myxinezellen kann man in den unteren Zellschichten, hauptsächlich aber an den Basalzellen, regelmässig eine Eigentümlichkeit beobachten, die anderswo im Epithelgewebe kein Analogon zu haben scheint. Das Exoplasma bildet an seinem inneren Rande eine wirkliche Kapselschichte, welche vollkommen an ähnliche Erscheinungen im Knorpelgewebe (Knorpelkapseln) erinnert[1]). Es handelt sich um hier abgelagerte Schichten einer anscheinend festeren, sehr lichtbrechenden und mit allen Farbstoffen intensiv sich färbenden Substanz, welche selten gleichmässig dick ist. In der Regel ist diese Kapsel an den Polen der länglichen Zellen bedeutend

[1]) Retzius (1905) zeichnet solche Kapseln auf einer seiner Abbildungen, erwähnt sie jedoch im Texte nicht.

dicker, doch verdünnt sie sich hier manchmal, gerade im Gegenteil, ein wenig; oft sieht man inmitten einer Verdickung eine vollkommene Dehiszenz der Kapsel. Besonders an Basalzellen kann solche Dehiszenz am unteren Pole der Zellen sehr auffallend sein, da sich hier die Kapsel unmittelbar davor stark verdickt (Fig. 48). Oft sieht man hier auch beulenförmige Verdickungen der Kapsel, die in die Masse der hier sehr dicken Exoplasmaschichte hineinragen, und öfters habe ich Fälle beobachtet, in denen der grösste Teil des basalen Abschnittes der Zelle von jener lichtbrechenden Kapselsubstanz — so können wir es nennen — ausgefüllt war. Noch auffallender waren jedenfalls Fälle, in denen an lang spindelförmigen Basalzellen (Fig. 49, Taf. 7/8) grosse Teile des unteren Fortsatzes der Zellen auf die angedeutete Weise verändert waren.

Die soeben erwähnten Kapselbildungen, welche dem Epidermisgewebe von Myxine ein ganz eigentümliches Aussehen verleihen, lassen sich auf folgende Weise erklären: Es handelt sich da ganz sicher nicht um besondere (jüngste) Schichten der exoplasmatischen Substanz der Zellmembran, sondern einfach um Bilder, welche dadurch entstehen, dass die Zelle resp. ihr Endoplasma gewisse Stoffe in ihrer exoplasmatischen Hülle ablagert. Diese Stoffe maskieren jetzt die ursprüngliche Struktur der Zellmembran, verleihen ihr an den betreffenden Stellen das oben charakterisierte Aussehen und gewiss auch eine viel grössere Festigkeit, als ihr sonst zukommen würde. Besonders deutlich sprechen zugunsten dieser Deutung die beiden oben zuletzt erwähnten Fälle, spindelförmige Zellen, deren Fortsätze teilweise verändert sind. Man sieht hier, dass die schönste Fibrillenstruktur der Basalplatte der Zelle direkt in der veränderten Partie ihren Ursprung nimmt, ohne mit derjenigen der übrigen Membran zusammenzuhängen (Fig. 49), was wohl nicht möglich wäre, wenn es sich da um jüngste Ablagerungsschichten handeln würde. Wie man leicht begreifen wird, hat

die Kapselsubstanz, die wir gerade besprochen haben, eine viel grössere Bedeutung. Wahrscheinlich kann man z. B. gewisse Bilder im Knorpelgewebe von demselben Standpunkte beurteilen, wie wir es hier taten. Auch anderswo, wo man sonst von „Appositionsschichten“ zu sprechen gewohnt ist, kann es sich um solche schichtenweise Maskierung durch erstarrende Sekrete der Zellen handeln.

Was die Dicke der Zellmembran betrifft, so ist diese an den Stachelzellen sehr unbedeutend; nur die Zipfel der Zellen, in welche der Zellkörper in der Regel an beiden Polen ausläuft, sind hier, da das Endoplasma immer einen abgerundeten Raum im Inneren der Zellen einnimmt, massiv. Anders ist es an den Basalzellen. Während der obere Teil derselben noch meistens genau so aussieht wie die Pole der Stachelzellen, ist der untere Teil grösstenteils exoplasmatisch umgebildet und das Endoplasma ist hier nur an die Nähe des Zellkerns beschränkt. Es ist eigentlich sehr schwer, hier von einer Zellmembran zu sprechen; die Bezeichnung „Exoplasma“ sens. str. ist hier viel mehr am Platze. Manche von diesen Basalzellen sind übrigens unten, wie bereits erwähnt wurde, in eine fussartige Partie ausgezogen, die in jedem Falle ganz solid ist. — Von Zellbrücken, welche, von der Zellmembran ausgehend, die Zellen miteinander verbinden, lässt sich nichts Besonderes sagen.

2. Die Deckplatte.

Sie wird zuerst von Koelliker (1860) erwähnt, der sie für eine poröse Cuticula hält; ähnlich erklärt sie in der neueren Zeit auch Maurer (1895). Genauere, jedoch, soviel ich beurteilen kann, nicht ganz zutreffende Angaben über die feinere Struktur der Deckplatte findet man in der ausführlichen Arbeit von Retzius (1905). Es wird vielleicht nicht uninteressant sein, wenn ich dieselben an dieser Stelle wört-

lich anführe. Man findet da nach Retzius: „eine lotrecht gerichtete streifige Struktur mit sehr feinen helleren Streifen zwischen den dunkleren Stäbchen; diese Stäbchen zeigen sich deutlich feingekörnt; sie bestehen allem Anscheine nach aus Körnerreihen, die lotrecht gerichtet sind; es liegt offenbar eine Art Protoplasmastruktur vor mit zu Fasern angeordneten glänzenden Körnchen; ob nun aber die äusserst engen Zwischenräume zwischen diesen Körnchenreihen als wirkliche Porenkanälchen aufzufassen sind, lasse ich ganz dahingestellt; mir scheint es nicht der Fall zu sein; nach oben (aussen) hin schliessen indessen die Körnchenreihen je mit einem solchen Körnchen ab. An den Seiten der Zellen geht die Substanz des Saumes in die Seitenmembran direkt über. Nach Maceration in schwachen Lösungen von Bichromas calicus schwillt der Saum in eigentümlicher Weise auf — — — ein heller, scheinbar ganz strukturloser Tropfen hängt aus der Zelle heraus, ist aber scharf, wie von einer äusserst dünnen Membran begrenzt" (l. c. p. 67).

Die Verschleimung der obersten Zellschichten, die bei Myxine viel auffallender ist als bei Petromyzon, verändert meistens die Struktur der Deckplatte oder vernichtet dieselbe, wie ich es unten noch beschreiben werde, vollkommen. Auch abgesehen davon finde ich an gut erhaltenen Deckzellen nirgends jene so deutliche Alveolarstruktur, wie sie oben bei Petromyzon beschrieben wurde. Ich kann mir nicht denken, dass dies nur die Folge einer nicht ganz zureichenden Fixierung wäre[1]), da auch Retzius (dessen Beschreibung unten wiedergegeben wird) wesentlich ähnliche Bilder zeichnet, wie ich sie gesehen habe. Die für alle Deckplatten charakteristische senkrechte Streifung kann man jedenfalls meistens sehen, doch gelingt es nicht so leicht, ihr Wesen zu erkennen. Alle Umstände

[1]) Die Objekte wurden frisch fixiert!

sprechen dafür, dass es sich eigentlich um dasselbe wie bei Petromyzon handelt, nur dass die Alveolenreihen nicht so regelmässig sind und sich wegen leichterer Vergänglichkeit in der verschleimenden Zellenoberfläche an Präparaten weniger gut erhalten. Die Deckplatte ist fast immer scharf gegen das Endoplasma zu abgegrenzt. Eine besondere Übergangsschichte zwischen ihr und diesem kommt vielleicht nirgends vor.

Die Verschleimung, von der oben die Rede war, betrifft entweder die ganze Schichte der Deckzellen (und meistens alle oberen Zellschichten) oder es verschleimen nur die Stachelzellen der zweiten Zellschichte und zwischen den Deckzellen findet man hie und da nur einzelne, die durch diesen Prozess verändert worden sind. Was den ersteren Fall betrifft, so sind die Zellen, von denen es übrigens nicht vollkommen sicher ist, ob es die ursprünglichen Deckzellen sind, stark vergrössert, vor allem in die Länge ausgezogen und ragen ungleich weit aus der jetzt unregelmässig gewordenen oberen Kontur der Epidermis aus. Die immer noch gegen das Endoplasma zu scharf abgegrenzten Deckplatten sind vielmals breiter geworden als früher, sind wie angeschwollen, und ihre Struktur ist undeutlich geworden; manchmal ist jetzt nicht einmal die senkrechte Streifung an ihnen bemerkbar. Manche von diesen Zellen haben eine langkeulenförmige Gestalt angenommen und überragen weit die anderen. Was den anderen Fall betrifft, in dem nicht die Deckzellen, dagegen die darunterliegenden Stachelzellen verschleimt sind, so findet man auch in diesem immer vereinzelte Zellen der Deckzellenschichte, die verschleimt sind, eine abweichende Form haben, und etwas länger sind als die übrigen, so dass ihr kernhaltiger Körper zwischen den Stachelzellen liegt. Was ihre Deutung betrifft, ist nun zweierlei möglich: entweder handelt es sich um veränderte Deckzellen oder sind es — und dies wird von Retzius angenommen — Zellen der zweiten Schichte, die sich nach oben zwischen die Deck-

zellen verschoben haben. Eine Lösung dieser Frage ist ziemlich schwierig und es ist am Ende möglich, dass beides geschieht.

Ebenso wie bei Petromyzon werden auch bei Myxine die oberen Zellschichten mit der Zeit abgestossen und es treten dann die obersten Stachelzellen an ihre Stelle. Auch hier kann man beobachten, wenn auch bei weitem nicht so deutlich wie bei Petromyzon, dass diese Zellen oben einen breiten exoplasmatischen, alveolär gebauten Saum bilden, welcher später die Rolle der Deckplatte zu versorgen hat. Man begreift — und diesem Zweifel habe ich oben Ausdruck gegeben — dass es sich in der Regel nicht entscheiden lässt, ob man da mit Deckzellen, die sich durch Verschleimung stark verändert haben, oder mit ehemaligen Stachelzellen, welche die Gestalt der ersteren angenommen haben, zu tun hat. Der Saum der an die Oberfläche gelangten Stachelzellen ist meistens ganz unregelmässig gebaut und geht manchmal allmählich in das Endoplasma über; dasselbe kann man jedoch auch (auch bei Petromyzon!) bei stark verschleimten Deckzellen beobachten, und so gibt es hier eigentlich keine genügenden Unterscheidungsmerkmale. Es müsste zur Lösung dieser Frage, die uns hier übrigens nicht weiter zu interessieren braucht, ein noch viel umfangreicheres Material, als uns zur Disposition stand, benützt werden.

Nach Retzius kommen Zellteilungen in allen Zellschichten der Epidermis vor, was ich auch bestätigen kann, obzwar ich die meisten Mitosen in den unteren Partien finde. Wahrscheinlich können sich hier — wie wir es bei Petromyzon sahen — auch die Deckzellen teilen.

3. Die Wolffsche Cuticula.

Genau so wie bei Petromyzon findet man, wie zuerst Maurer (1895) erwähnt, auch bei Myxine an der freien Fläche der Deckzellen eine dünne, selten homogene, meistens fein schaumig gebaute oder scheinbar granuläre Schichte, deren Vor-


Fig. 60.


Fig. 64.

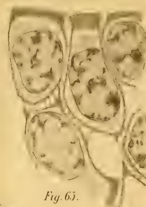
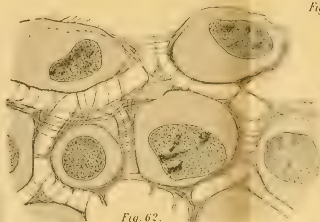
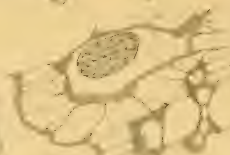

Fig. 65.


Fig. 67.


Fig. 61


Fig. 62.


Fig. 68.

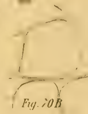
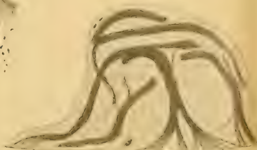

Fig. 70 B


Fig. 63.


Fig. 69.

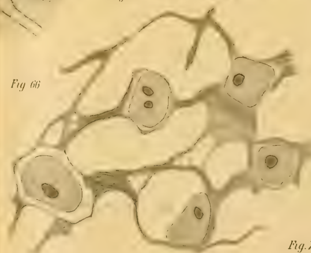

Fig. 66


Fig. 70 A.

handensein schon Maurer (1895) erwähnt. An meinen Präparaten sehe ich, dass sich diese Schichte hie und da etwas von der Oberfläche der Deckzellen abhebt und dass dann zwischen ihr und der letzteren dichte feine Verbindungsbrücken sichtbar werden. Sehr oft sah ich, dass sich die Cuticula in kleine Falten legt und dabei noch auffallender von den darunter liegenden Deckplatten isoliert. Bei Myxine sieht man besonders deutlich, dass sich diese Schichte nicht als eine einfache, der Epidermisoberfläche anhaftende Schleimschichte deuten lässt. Das lebende Tier ist immer von einer dicken Schleimschichte, welche hauptsächlich aus den Schleimsäcken stammt, eingehüllt und diese Schicht wird beim Fixieren immer abgestreift und abgewaschen. Es bleibt da nur jene Cuticula übrig, welche von ihr wesentlich verschieden ist.

4. Basalstrukturen.

Ich konnte bei Myxine niemals eine wirkliche Basalplatte beobachten und was andere Basalstrukturen betrifft, so konnte ich nur einige Male kleine, den Basalkörperchen von Petromyzon entsprechende Knötchen beobachten, mit welchen sich, wie es scheint, die Tonofibrillen verbinden. Sonst findet man, dass in dem basalen Abschnitte der Basalzellen die Tonofibrillen auf einmal viel deutlicher werden; sie endigen in der Regel einfach an der glatten unteren Oberfläche derselben.

5. Die sog. Basalmembran und das Corium.

An Eisenhämatoxylin- wie an gewöhnlichen Hämatoxylinpräparaten kann man an der Oberfläche des Coriums eine entweder ganz feine, stellenweise jedoch auch erheblich dicke, scheinbar homogene Schichte beobachten, welche man für eine wirkliche Basalmembran halten könnte (Taf. 7/8 Fig. 48).

Maurer, der sie (1895) bei Bdellostoma beschreibt[1]), deutet sie z. B. in diesem Sinne. Stellenweise ist diese Schichte, wie ebenfalls schon Maurer beobachtet hat, mit Öffnungen versehen und buchtet sich an den Rändern von solchen tief in die Schichte der Basalzellen hinein. Es handelt sich da sicher nur um Stellen, an denen durch die Membran hindurch Nervenfasern in den Bereich der Epidermis eintreten. Mit der Hilfe der stärksten Vergrösserungen kann man an dieser vermutlichen Basalmembran feine Faserung beobachten und weiter kann man da, wo sie etwas zerrissen ist, sehen, dass sie faserig zerfällt, woraus man schliessen muss, dass sie jedenfalls nicht so hart ist, wie es sonst scheinen könnte. Schliesslich habe ich Fälle beobachtet, in denen sie gegen das unterliegende, hell sich färbende Corium zu, von dem sie sonst immer scharf abgegrenzt ist, allmählich übergeht. Aus allen diesen Umständen schliesse ich mit gewisser Berechtigung, dass es sich da um keine selbständige Schichte und am allerwenigsten um eine von den Basalzellen abgeschiedene wirkliche Basalmembran handeln kann, sondern dass es einfach die oberste Schichte des Coriums ist, in der die Struktur nur durch Maskierung unsichtbar (eigentlich schwer sichtbar) geworden ist und welche dabei die oben erwähnten Eigenschaften, darunter die starke Färbbarkeit, vielleicht auch grössere Festigkeit, angenommen hat. Einigemal konnte ich an der Oberfläche dieser Schichte noch eine weitere, noch dunklere Schichte beobachten, die jedenfalls eine ähnliche Bedeutung hat. Der Fall von Myxine, in dem man deutlicher als anderswo eine dicke „Basalmembran“ beobachten kann, lehrt uns, wie vorsichtig man auch in anderen Fällen sein muss, in denen es sich um minimal dünne Lamellen an der Grenze von Epithel und Bindegewebe handelt.

---

[1]) Retzius erwähnt sie nicht!

Was das eigentliche Corium, welches sonst nicht in den Bereich unserer Untersuchungen gehört, betrifft, so erwähne ich hier nur soviel, dass man an ihm schon bei schwacher Vergrösserung am Rücken des Tieres zwei, durch dichtere Pigmentablagerung geteilte Partien beobachten kann, so dass es scheinen kann, als ob es aus zwei Schichten bestehen würde. Eine besondere Eigentümlichkeit des Coriums der Myxine sind reichliche Blutgefässe, durch welche alle mittleren Schichten desselben besorgt werden. Bei Petromyzon fehlen bekanntlich im normalen Corium solche.

6. Die „Pokalzellen" der Hornzähne bei Myxine.

(Taf. 11/12, Fig. 82.)

In einer 1889 erschienenen Abhandlung beschreibt Beard aus den Hornzähnen von Myxine einen „odontoblast cone", der aus an der Oberfläche einer Pulpa angeordneten Odontoblastzellen bestehen sollte. Nach seiner Angabe handelt es sich da um grosse, in zwei bis vier Schichten liegende Zellen, deren angeblich verkalktes Plasma eine Längsstreifung zeigt. Behrends (1892) und Jacoby (1894) haben gezeigt, dass diese Zellen zur Epidermis gehören, dass es sich hier um einen im Inneren der Zähne liegenden, aus grossen festen Epidermiszellen bestehenden Kern, der jedoch nicht verkalkt ist, handelt. Die obersten dieser Zellen bestehen aus einem etwa kelchförmigen Körper, der in einen ziemlich langen Fortsatz ausläuft, welcher erst zwischen den Zellen der darunter liegenden Schichten endigt. Die Fortsätze verflechten sich hier ausserdem filzartig. Studnička konnte (1899) diese Befunde bestätigen und erwähnt das Vorhandensein von ähnlichen Zellen auch in den grossen Hornzähnen von Petromyzon, in denen sie zum Unterschied von Myxine mit der Zeit verhornen und einen Ersatzzahn bilden. Es besteht demnach kein wesent-

licher Unterschied zwischen dem Hornzellentypus der Myxinoiden und der Petromyzonten. Der zuletzt genannte Autor gibt auch einige weitere Angaben über die Struktur der Pokalzellen von Myxine. Die Struktur soll nicht feinfaserig, sondern vielmehr alveolär sein. Nur die „oberste erweiterte Partie der Zellen besteht aus einem dichten, am Ende der Zellen scheinbar der Länge nach zerfasertem Plasma, das eine auffallend gelbe Farbe hat. Die faserige Struktur scheint auch durch Verdickung der Wände der kleinen Alveolen bedingt zu sein. Die dichtere Partie des Zelleninhalts reicht an den Seiten der Zelle bis weit nach unten und umringt so den oberen Teil der lichtbrechenden Partie der Zelle.“ Auch bei Petromyzon kann man an den Analogen der Pokalzellen etwas Ähnliches beobachten.

Neue Untersuchungen an Hornzähnen von Myxine haben zu folgenden Resultaten geführt:

Der sog. „Pokalzellenkegel“ besteht aus grossen, durch Intercellularlücken voneinander getrennten Epidermiszellen, deren Protoplasma, und zwar bis unmittelbar an den Zellkern heran, dichte und starke Tonofibrillen enthält, die von einer Zelle zur anderen verlaufen. Alle Übergänge zu normalen Epidermiszellen mit dünnen Zellmembranen und mit Endoplasma sind da vorhanden und man sieht somit deutlich, dass die zerfaserte Substanz dem Exoplasma entspricht. Das Protoplasma der Pokalzellen ist nicht normal, die gelbliche Färbung und starkes Lichtbrechungsvermögen spricht dafür, dass sie auf irgend welche Weise verändert und wahrscheinlich verhärtet sind. An einigen Präparaten, an jenen gerade, welche ich vor Jahren untersucht habe, sind die Fibrillen wenig sichtbar, resp. vollkommen unsichtbar und man bekommt dann die alveolare Struktur, die ich damals genauer beschrieben und auch abgebildet habe, zur Ansicht. Die oberflächlichsten Zellen des Kegels sind die eigentlichen Pokalzellen. Es sind das etwa kegelförmige Zellen, deren Körper unten in einen langen Fortsatz

ausläuft, welcher sich, wie es oben angegeben wurde, zwischen den Zellen der darunterliegenden Zellschichten verfolgen lässt. Nicht alle der oberflächlichen Zellen haben diese Gestalt; zwischen die eigentlichen Pokalzellen sind hie und da Zellen von gewöhnlicher Form eingelagert. Eine gewisse Anzahl der Pokalzellen, besonders jene, die sich an der Spitze des Pokalzellenkegels befinden, zeigen nun folgende Verhältnisse: Ihr Plasma hat sich in ein sehr helles, fein alveolär gebautes Endoplasma und ein dicht gebautes alveolär, oben fibrillär gebautes Exoplasma differenziert. Wie es die Fig. 82, Taf. 11/12 darstellt, besitzen solche Zellen oben eine feste exoplasmatische, senkrecht gestreifte Kappe, welche unten unmittelbar in die Zellmembran des übrigen Zellkörpers übergeht. Da das Endoplasma der Zellen sehr hell und durchsichtig ist, so treten diese Zellen, zwischen welchen immer gewöhnliche Zellen mit stark zerfasertem, dichtem und dunklem Protoplasma liegen, auf Präparaten sehr auffallend auf. Es scheint bei schwacher Vergrösserung, als ob da kanalförmige Lücken im Pokalzellengewebe vorhanden wären.

Merkwürdig ist es, dass sich die Kappe der Zellen manchmal mit Delafieldschem Hämatoxylin blau färbt, was dafür spricht, dass da noch weitere Veränderungen stattfinden können.

Wegen ihrer Struktur sind die Pokalzellen jedenfalls erwähnungswert; kaum anderswo lässt sich an den Zellen eines fertigen Gewebes die Struktur des Exoplasmas so deutlich beobachten.

IV. Selachier.

A. Junge Entwickelungsstadien.

(Taf. 5/6, Fig. 38—40.)

Die Entwickelung der Epidermis habe ich an einer Reihe von Embryonen von Pristiurus melanostomus verfolgt und etwa folgende Zustände gefunden: Zuerst ist die Epidermis ein-

schichtig und besteht mit der Ausnahme einiger Körperpartien (vordere Partien des Kopfes) aus ganz niedrigen Zellen, deren Grenzen sich schwer nachweisen lassen; von einem Syncytium kann da also keine Rede sein. Bei einem 20 mm langen Embryo finde ich zuerst an der Oberfläche der jetzt schon etwas dickeren Epidermis eine deutlich doppeltkonturierte Deckplattenschichte, an der sich mit der Hilfe starker Vergrösserungen ganz deutlich eine senkrechte Strichelung nachweisen lässt. Die immer noch in einer Schichte liegenden Zellen sind mittelst Zellbrücken miteinander verbunden. Wirkliche Zellmembranen kann man an den Zellen nicht beobachten, höchstens feine Grenzschichten oder Pelliculen. Erst an einem 29 mm langen Embryo finde ich die Epidermis, und zwar an der ganzen Körperoberfläche, zweischichtig; stellenweise wird da sogar die Dreischichtigkeit angedeutet. Die Deckplatten sind auch hier deutlich entwickelt und weisen die oben erwähnte Struktur auf. Solche senkrecht gestrichelte Deckplatten erwähnt auch Klaatsch (1894[1]), der sich mit der Entwickelungsgeschichte der Epidermis von Acanthias und Mustelus beschäftigt hat.

Spätere Entwickelungsstadien als diejenigen, an welche sich die vorangehende Beschreibung bezog, habe ich zwar nicht von Pristiurus, dagegen von Spinax niger untersucht. Es handelte sich um Embryonen von der Länge von etwa 35 mm. Die Epidermis ist hier entweder zweischichtig oder dreischichtig; sie besteht aus Zellen, deren Protoplasma ziemlich dicht ist und an dem sich höchstens eine dünne Pellicula, aber noch keine Differenzierung in Exoplasma und Endoplasma nachweisen lässt. Die oberflächlich liegenden Zellen, die Deckzellen, sind an einigen Stellen, z. B. am Kopfe und an den Seiten des Körpers von ziemlich normaler Gestalt und Aussehen (Fig. 39) und können oben von deutlichen Deckplatten bedeckt sein, an

[1]) Klaatsch, Über die Herkunft der Skleroblasten. Morpholog. Jahrbuch, Bd. 21.

denen sich bereits eine äussere helle und eine innere dunkle Zone unterscheiden lässt. Meistens, und zwar besonders am Rücken der Embryonen, findet man jedoch etwas anderes: Die äusseren Zellen haben auf eine auffallende Weise ihre Gestalt umgewandelt und sind jetzt spindelförmig geworden. Eine Deckplatte lässt sich an ihnen nicht nachweisen, dagegen findet man in ihrem Inneren, in dem hier ebenfalls nicht in zwei Arten differenzierten Protoplasma, deutliche starke Faserungen — Tonofibrillen —, welche von einer Zelle zur anderen, parallel mit der Oberfläche der Epidermis verlaufen (Taf. 5/6, Fig. 38, 40). Das Vorkommen dieser Fibrillen ist desto auffallender, da man in den darunter liegenden Zellen nirgends ähnlichen Fasern, die man doch nur in fertigen Geweben zu sehen gewohnt ist, begegnet. Die Deckzellen der Spinaxembryonen, von denen ich allerdings nicht sagen kann, ob sie nur für diese Form allein charakteristisch sind, oder ob sie, was viel wahrscheinlicher ist, für jungembryonale Epidermis der lebendiggebärenden Selachier überhaupt, haben nirgends in der Vertebratenreihe ein Analogon. Sie dienen ohne Zweifel dazu, die Oberfläche der Epidermis fester zu machen; sie erhalten sich jedoch nur ganz kurze Zeit an ihrer Stelle. Schon an etwas grösseren Embryonen von Spinax, solchen von der Länge von 2 cm, fand ich nämlich diese Zellen nicht und die Epidermis war oben mit Deckzellen der gewöhnlichen Gestalt, wie wir sie z. B. bei Cyclostomen gesehen haben, bedeckt. Alles spricht dafür, dass es sich hier um eine vollkommen neue Zellgeneration handelt, welche an die Oberfläche der Epidermis gekommen ist. Die oben erwähnten Faserzellen werden jedenfalls abgeworfen und man sieht nur hie und da, wenn auch sehr selten, Reste von ihnen ausserhalb der Epidermis an der Oberfläche der Deckzellen. Übergangsstadien von ihnen zu den normalen Deckzellen lassen sich nirgends beobachten. Dies spricht wieder dafür, dass

bei Selachiern schon in früher Entwickelungszeit die Epidermisoberfläche erneuert wird. Da es sich bei Spinax um eine vivipare Art handelt, haben wir da möglicherweise eine Vorrichtung vor uns, welche den Embryonen einen besseren Schutz gegen den an ihrer Oberfläche wirkenden Druck verschaffen soll. Die betreffende Schichte liesse sich am ehesten mit dem sogenannten „Epitrichium" der Sauropsiden und Säuger vergleichen.

Noch einen weiteren Unterschied kann man an den älteren Embryonen von Spinax, von denen zuletzt gesprochen wurde, beobachten: Alle Epidermiszellen erhalten jetzt deutliche dicke Zellmembranen resp. Exoplasmen. Da solche früher nicht vorhanden waren, kann man sich ihr Erscheinen entweder so vorstellen, dass man annimmt, dass sich das Plasma der Embryonalzellen in zwei Plasmaarten differenziert, wie wir es unten beim Besprechen der Säugetierepidermis sehen werden, oder dass das bisherige Plasma zum Exoplasma wird und ein frisches Endoplasma in der Umgebung des Zellkerns entsteht. Ich hebe hier absichtlich diese beiden Möglichkeiten hervor, obzwar ich gerade in diesem Falle in dieser wichtigen Frage nicht entscheiden konnte. An einer anderen Stelle kehre ich zu ihr wieder zurück.

B. Die fertige Epidermis der Selachier.

(Taf. 5/6, Fig. 38—46, Taf. 7/8, Fig. 52—57, 59, Taf. 9/10, Fig. 60—67.)

Die Bauweise der Selachierepidermis ist derjenigen der Cyclostomen sehr ähnlich. Auch hier handelt es sich um ein vielschichtiges Epithel, an dem man besondere Deckzellen, Stachelzellen und Basalzellen unterscheiden kann, und das Aussehen der einzelnen Zellen ist hier im grossen und ganzen etwa dasselbe, wie wir es oben gesehen haben. In einer Hinsicht ist die Selachierepidermis sogar einfacher gebaut als diejenige

der Cyclostomen und — fügen wir bei — der Teleostier. Von Drüsenzellen, welche bei Cyclostomen in zwei recht voneinander verschiedenen Arten vertreten waren, kommt hier nur eine Art, die wir für Schleimzellen halten können, vor. Kwietniewski (1905) versucht neuestens unter ihnen zwei Unterarten zu unterscheiden, doch sind die Unterschiede, auf die es hier ankommt, nicht so bedeutend. Die Placoidschuppen, welche bei den meisten Selachiern die Epidermis in regelmässigen Abständen durchbrechen, beeinflussen nicht im geringsten deren histologische Struktur und fehlen übrigens in einigen Fällen. Von den von mir untersuchten Formen hat z. B. Torpedo, wie bekannt, eine vollkommen glatte Haut und bei Squatina angelus befinden sich die Placoidschuppen in ziemlich grossen Abständen voneinander. Sie fehlen in jedem Falle in dem Epithel der Mundöffnung, welches sonst mit der Epidermis ganz nahe verwandt ist und welches bei meinen Untersuchungen ebenfalls und zwar zusammen mit dem mit ihm zusammenhängenden Epithelgewebe der Zahnleiste zur Berücksichtigung kam. Mitosen kommen in allen den soeben erwähnten Epithelien in unteren und mittleren Zellen vor. Ob sich auch die Deckzellen teilen können, kann ich nicht entscheiden.

Aus der Literatur kann hier eigentlich nur die Arbeit von Kwietniewski (1905), die einzig eine zusammenhängende Darstellung der fertigen Selachierepidermis gibt, angeführt werden. Es werden in ihr hauptsächlich die Drüsenzellen und zwar diese sehr ausführlich besprochen; die uns hier interessierenden Exoplasmen werden nur nebenbei und ganz flüchtig erwähnt.

Von mir selbst wurden, zumeist an mehreren Exemplaren, folgende Selachierarten mit Rücksicht auf die Epidermis untersucht: Acanthias vulgaris, Spinax niger, Scyllium canicula und catulus, Squatina angelus, Myliobatis aquila, Torpedo marmorata, Raja. Am genauesten habe ich, und zwar an sorg-

fältig fixierten Objekten, die besonders interessante Epidermis von Torpedo untersucht. Das Epithel der Cornea, welches sich von der Epidermis etwas unterscheidet, untersuchte ich bei Spinax und bei Alopias, das Zahnleistenepithel und das der Mundhöhle bei Scyllium, Squatina, Torpedo und Raja. Bereits in früherer Zeit (1903) habe ich das mit der Epidermis sehr nahe verwandte Epithel der oberen Wand der Mundhöhle von Chimaera monstrosa beschrieben, und komme jetzt auf dasselbe wegen einiger Eigentümlichkeiten nochmals zurück.

1. Die Zellmembran resp. das Exoplasma sensu str. — Das Endoplasma.

Was die Dickenverhältnisse des Exoplasmas betrifft, so gilt betreffend der Selachierepidermis alles das, was ich oben bei Besprechung derjenigen von Petromyzon angegeben habe.

Mit der Ausnahme der unteren Teile der Basalzellen und der oberen Seite der Deckzellen ist die Exoplasmaschichte in gewöhnlichen Epidermiszellen, in jenen der Mundöffnung und der Zahnleisten ziemlich dünn und verdient vollkommen die Bezeichnung „Zellmembran". Die manchmal sehr langen Fortsätze, in welche einige Zellen, z. B. die untersten Stachelzellen, an ihrem unteren Pole auslaufen, sind rein exoplasmatisch und stellen somit Fortsätze der Zellmembran vor; ebenfalls hängen, wie ja selbstverständlich, die Zellbrücken, die man in allen Fällen schön ausgebildet findet, mit der Zellmembran und nicht mit dem eigentlichen Inhalte der Zellen, dem Endoplasma, zusammen. Es soll hier auch dieses letztere mit einigen Worten erwähnt werden:

Das Endoplasma befindet sich, abgesehen von den Basalzellen, die eine besondere Besprechung verdienen, in einem Zustande, welcher an die bekannte Verschleimung der Epidermiszellen der Cyclostomen erinnert, dieser jedoch durchaus

nicht gleichwertig ist. Dasselbe ist sehr dicht und füllt vollkommen das Innere der Epidermiszelle aus; es ist ganz deutlich fein granuliert und hat auf diese Weise einen ganz eigentümlichen Habitus. Mit den üblichen Farbstoffen kann man sich deutlich davon überzeugen, dass es sich um keine wirkliche Schleimsubstanz handelt, die in der Zelle abgelagert wird. Die betreffenden Zellen nehmen nur minimal jene Farbstoffe auf, welche die zwischen ihnen liegenden „Schleimzellen" intensiv blau färben, färben sich dagegen intensiv mit sauren Plasmafarbstoffen, Eosin z. B. Nur selten, und solche Fälle werden bei Kwietniewski (l. c. Taf. IV, Fig. 1, Torpedo) abgebildet, bekommt man auch an diesen Zellen dieselbe Reaktion wie an den Schleimzellen. Ich selbst finde, dass es sich da hauptsächlich um die obersten Zellen handelt, welche sich später in einer anderen Richtung zu entwickeln anfangen. Das Thema würde jedenfalls eine genaue Bearbeitung vom mikrochemischen Standpunkte aus verdienen; eine solche gehört jedoch nicht in den Rahmen der vorliegenden Abhandlung.

Die Umwandlung, welche das Protoplasma der Epidermiszellen erfährt, müssen wir auch dann immer mit der Secretbildung der Schleimzellen in eine Reihe stellen, wenn wir auch wissen, dass es sich in beiden Fällen nicht um Produktion derselben Substanzen handelt. Am auffallendsten lässt sich das Wesen des verschleimten Protoplasmas erkennen, wenn man die betreffenden Epidermiszellen mit den Zellen der Zahnleiste, welche immer nur reines Endoplasma enthalten, vergleicht. In letzterem Falle ist das Plasma sehr locker gebaut und füllt manchmal nicht die ganze Zelle, in welcher im Leben viel Zellsaft enthalten ist[1]), aus. Der Zellkern wird da manchmal nur

[1]) Solche Zellen erinnern manchmal auffallend an Chordazellen. Ich bemerke da nur so nebenbei, dass ich auch in Chordazellen mehrmals deutlich verschleimtes oder überhaupt durch Sekretionsprozesse verändertes Endoplasma fand.

mittelst feiner Plasmazüge im Inneren der Zelle gehalten und die Zellen sehen manchmal wie leer aus. Erwähnungswert ist die Tatsache, dass sich deutlich verschleimte Zellen ganz gut teilen können, wobei die mitotische Figur inmitten des veränderten Plasmas liegt (Torpedo).

Dem Exoplasma gegenüber ist das Endoplasma, von einigen Ausnahmen vielleicht abgesehen, scharf abgegrenzt und ist von ersterem soweit unabhängig, dass es sich im Inneren der exoplasmatischen Hülle bei Fixierung hie und da, wenn auch verhältnismässig selten, zusammenziehen kann. Das Exoplasma unterscheidet sich übrigens, wie wir es bereits beim Besprechen der früheren Fälle erwähnten, durch seine optischen und färberischen Eigenschaften sehr auffallend vom Endoplasma.

Abweichende Verhältnisse kann man in einigen Fällen in den Basalzellen beobachten. Jedenfalls kommen, und dies muss, um Missverständnisse zu verhüten, besonders betont werden, in den meisten Fällen in den Basalzellen der normalen Epidermis (und der Cornea) dieselben Unterschiede der beiden Plasmaarten vor, wie in allen übrigen Zellarten, doch muss es dem nicht immer so sein. Beide Plasmaarten brauchen nicht immer so scharf gegeneinander abgegrenzt zu sein (Taf. 9/10, Fig. 63). Es scheint manchmal, als ob in solchen Fällen das ganze Protoplasma der Basalzelle auf einer primitiveren Stufe geblieben wäre, in der sich die Unterschiede des „exo“ und „endo“ nicht so klar offenbaren. Man findet endlich Fälle, in denen es zur Bildung eines Exoplasmas überhaupt nicht kommt, so dass die ganze Zelle aus derselben Plasmaart, die weder mit dem Endoplasma, noch mit dem Exoplasma anderer Zellen identisch ist, bestehen. Am auffallendsten kann man dies an den den Basalzellen durch ihre Lage entsprechenden „Ameloblasten“ der Dentinzähne und der Placoidschuppen beobachten, die unten besonders zur Besprechung kommen.

Das Wichtigste in den Zellmembranen sind die bekannten

Tonofibrillen. Sie kommen überall vor, doch scheinen sie manchmal maskiert zu sein, so dass das Exoplasma dann homogen erscheint. Sehr deutlich habe ich sie z. B. bei Scyllium (in zahlreichen Präparaten), bei Raja, bei Myliobatis, bei Torpedo usw. beobachtet. Manchmal liegen sie so dicht aneinander, dass es scheinen könnte, dass die Zellmembran, resp. das Exoplasma eigentlich nichts anderes ist, als eine aus dicht liegenden Fibrillen bestehende äussere Zone des einfach protoplasmatischen Zellkörpers. Dass dem nicht so ist, kann man sich z. B. an den Basalteilen der Basalzellen überzeugen, wo die Fibrillen weiter voneinander verlaufen, da sie in dem sich hier (genau so wie wir es bei den Cyclostomen sahen) verbreiternden Exoplasma mehr Raum zu ihrer Entfaltung erlangen. Noch besser sprechen dafür Bilder, die ich bei Torpedo beobachtet habe und die im folgenden eine ausführlichere Beschreibung erfahren sollen.

Es handelt sich um einen Fall, in dem die Epidermiszellen des Exoplasma wahrscheinlich durch Rückumwandlung in eine weichere Plasmaart verloren haben. Die betreffenden Zellen, und zwar handelt es sich um Stachelzellen und Deckzellen, sind stark verschleimt, und so ist es nicht ausgeschlossen, dass hier dieser Prozess auch auf das Exoplasma rückgewirkt hat und zu einer Erweichung desselben führte. Obzwar also die Zellen kein wirkliches Exoplasma haben, hat sich doch in ihnen der ganze Fibrillenapparat in derselben Anordnung und Lage erhalten, die er in normalen Epidermiszellen hat.

Das so veränderte Epidermisgewebe habe ich bei Torpedo gefunden und an zahlreichen Präparaten untersucht.

Das Plasma der in Betracht kommenden Zellen ist fein granulär gebaut und stark färbbar, und zwar hat es in der gesamten Zelle bis zu ihrem Rande, wo sich keine festere Membran befindet, denselben Habitus. An der Peripherie, dort, wo anderswo ein Exoplasma vorhanden ist, lassen sich mit

ungewohnter Deutlichkeit die Tonofibrillen beobachten. Sie sind an Eisenhämatoxylinpräparaten dunkelgrau gefärbt, während das zwischen ihnen liegende Plasma bei der Doppelfärbung mit Bordeau R oder mit Eosin eine rötliche Farbe erhält.

Unsere Fig. 61 u. 62, Taf. 9/10 stellen einige solche Zellen dar und man kann an ihnen die Art und Weise beobachten, wie sich die Protoplasmafasern verhalten, wie sie durch die Zellbrücken in das Innere der Zelle eindringen und sich durch andere Zellbrücken, oft nach ganz kurzem Verlaufe im Bereiche der Zelle aus derselben wieder zu anderen Zellen begeben. Häufig bilden die Fibrillen im Inneren der Zellen nur kurze Schleifen und erinnern so an das bekannte Verhalten der Neurogliafasern (Weigert; vergl. auch Fig. 67). Besonders dichte Fibrillengeflechte findet man an den Polen der Zellen, da, wo die Zellen gewöhnlich Fortsätze aussenden, welche in normalen Fällen rein exoplasmatisch sind.

Erwähnenswert ist der Umstand, dass sich an der Peripherie der Zellen zuäusserst eine ganz enge Zone bemerken lässt, in welcher die Tonofibrillen vollkommen fehlen; die oberflächlichsten von ihnen liegen fast immer etwas weiter vom Rande. Am auffallendsten ist dies an den eben erwähnten Polen der länglichen Zellen; an den Seiten, wo die Fibrillenschichte (einer dünnen Zellmembran entsprechend) nur dünn ist, lässt sich so etwas kaum beobachten.

Gegen das Endoplasma zu ist die fibrillenführende Schichte meistens scharf abgegrenzt, sie verhält sich also so, wie eine normale Zellmembran; jedenfalls gibt es in unseren Zellen viele Ausnahmen davon. Manchmal sieht man einzelne Fibrillen oder dünne Fibrillenzüge auch durch das innere Plasma verlaufen, und solche reichen, wie es in der Fig. 61, Taf. 9/10 dargestellt ist, hie und da sogar ganz nahe zum Zellkern.

Die Zellbrücken enthalten entweder nur eine einzige Tonofibrille, oder, und zwar sehr oft, verlaufen in ihnen ganz dünne

Fibrillenbündel; man kann dies, wo es nicht selbst deutlich ist, besonders daraus schliessen, dass sich die scheinbar einfachen Fibrillen, aus der Brücke kommend, plötzlich im Inneren der Zelle in zwei oder mehrere (meist bekommt man an den Schnitten nur zwei zu sehen) Elementarfibrillen spalten, welche sich dann in verschiedene Teile der Zelle begeben. Trotz aller Bemühungen konnte ich mich nicht davon überzeugen, ob an der Oberfläche der Zellbrücken, welche an unseren Präparaten immer nur durch die Plasmafibrillen gebildet zu sein scheinen, auch gewöhnliches Plasma vorhanden ist. Ein Plasmamantel muss daher, wenn hier ein solcher überhaupt vorhanden ist, eine ganz minimale Dicke haben [1]).

Was das Aussehen der Intercellularlücken betrifft, so konnte ich in ihnen auch an minimal dünnen, stark gefärbten Präparaten meistens keinen Inhalt beobachten. Dies steht in Übereinstimmung mit den Beobachtungen, welche ich anderswo, z. B. bei Cyclostomen, machen konnte. Trotzdem findet man in ihnen hie und da flockige Coagulate, welche zwischen den Wurzeln der Zellbrücken haften bleiben. An den oben besprochenen Präparaten von Torpedo konnte ich noch eine andere Erscheinung beobachten. Zellen, welche sich allem Anscheine nach unlängst voneinander abgetrennt haben und deren Zellbrücken noch die bekannten Zwischenkörperchen tragen, sind durch solche, und zwar sehr dichte Coagulate miteinander vollkommen verbunden und es hat manchmal den Anschein, als ob ihr Protoplasma direkt zusammenhängen würde. Die Coagulate haben nämlich eine ähnliche Färbbarkeit wie das Plasma selbst. Man kann sich die Sache so erklären, dass man annimmt, die Intercellularlücken seien zuerst von einem Secrete gefüllt und werden erst später, nachdem sie sich verbreitern, durch den Lymphstrom gangbar gemacht.

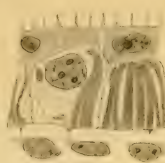
[1]) Es ist übrigens höchst wahrscheinlich, dass sich die ganze Substanz der Brücke in Tonofibrillen umgewandelt hat.

Noch einige Worte wollen wir hier — die Deckzellen vorläufig beiseite lassend — den Basalzellen unserer Präparate widmen. Ihr Protoplasma ist nirgends verändert, es hat das oben besonders erwähnte Verhalten. Obzwar es manchmal keine eigentliche Exoplasmaschichte besitzt, kann man auch hier beobachten, dass sich die von oben her hierher kommenden Tonofibrillen in ihrem Verlaufe auf die Peripherie beschränken. Erst im basalen Abschnitte der Zellen nehmen sie die ganze Breite der Zelle ein (Taf. 9/10, Fig. 63).

Die oben besprochenen Stachelzellen der Epidermis zeigen trotz der Veränderung des Exoplasma die normale Grösse der Epidermiszellen. Nichts spricht dafür, dass die äussere Zellzone, welche die Fibrillen so auffallend klar zeigt, etwa aufgequollen wäre; die Breite der Fibrillenschichte ist genau solche wie in anderen Fällen; nichts spricht dafür, dass die Fibrillen vielleicht durch Aufquellung der Zwischensubstanz weiter voneinander gekommen wären. Es sind das wahrscheinlich als Ganzes „verschleimte" Epidermiszellen.

Eine ganz besondere Art der Epithelzellen sind dickwandige Zellen, welche ich zwar nicht in der eigentlichen Epidermis, jedoch im Epithel der Cornea (bei den beiden in dieser Richtung untersuchten Selachierarten, bei Spinax und Alopias) und im Epithel der oberen Wand der Mundhöhle von Chimaera monstrosa finden konnte. Das letztere habe ich seinerzeit (1903) genauer beschrieben und so beginne ich hier meine Schilderung mit ihm.

Das soeben erwähnte Epithel von Chimära wird grösstenteils von genau solchen dünnwandigen Zellen gebaut, wie es diejenigen der Selachierepidermis sind, doch kann man hier Eigentümlichkeiten beobachten, die in dieser nicht vorkommen. Ich erwähne hier den Umstand, dass die Zellen der oberen Schichten nicht durch fadenförmige Zellbrücken, wie es sonst üblich, sondern durch intercellulare Lamellensysteme mit-


Fig. 71.

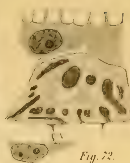

Fig. 72.


Fig. 73.


Fig. 78.

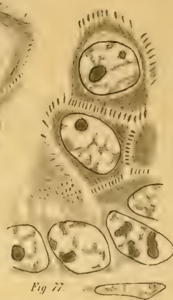

Fig. 77.


Fig. 75.

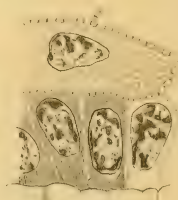

Fig. 76.


Fig. 81.


Fig. 79.


Fig. 80.


Fig. 82.


Fig. 74.

J. F. Baymann

Lichtdruck von C. G. Röder, G. m. b. H. Leipzig

einander verbunden sind. Im vordersten Teile der oberen Wand der Mundhöhle und an den Lippen, da wo die Epithelien besonders starker Reibung ausgesetzt sind, werden die Zellen dickwandig. Man begegnet hier Zellen, welche vollkommen denen gleichen, welche wir oben aus den Hornzähnen von Petromyzon erwähnt haben (vergl. Fig. 35 und 41 der Taf. 5/6) und die auch gewissen Chordazellen nicht unähnlich sind. Das Endoplasma dieser Zellen, welches dicht gebaut und niemals verschleimt ist, bildet im Inneren der Zellen in jedem Falle einen abgerundeten Klumpen. Eine Folge davon ist, dass die exoplasmatische Hülle in verschiedenen Teilen der Zelle verschieden dick ist. Wie anderswo verlaufen auch hier massenhaft Tonofibrillen, welche manchmal sichtbar sind und das Exoplasma dicht füllen, manchmal jedoch maskiert sind, wobei man nur die auffallendsten Fibrillenzüge zu sehen bekommt. Eine besondere Eigentümlichkeit der soeben bezeichneten Epithelpartien sind gerade diese Fibrillenbündel, welche sich bequem durch lange Zellreihen verfolgen lassen (sie verlaufen in der Epithelschichte senkrecht zu deren Oberfläche) und durch manche Eigenschaften direkt an Bindegewebsbündel erinnern. Es lässt sich nicht bezweifeln, dass sie genau so wie die letzteren, das ist durch Längsspaltung ursprünglicher Elementarfibrillen, entstanden sind.

Die Fibrillenbündel verlaufen — und dies ist ebenfalls sehr merkwürdig — nicht nur einfach in der normalen Dicke der exoplasmatischen Wand, sondern sie ragen hie und da auch leistenförmig in das Endoplasma hinein, wie es in unserer Fig. 41, Taf. 5/6 dargestellt wird. Noch viel deutlicher als irgend anderswo kann man sich an diesem Epithel davon überzeugen, dass die Zellbrücken ganze Fibrillenbündel enthalten können, welche auf die oben angedeutete Weise entstanden sind.

Genau so, wie in dem soeben besprochenen Epithelgewebe verdicken — und zwar aus ähnlichen Gründen — die Zell-

membranen in der Cornea (Taf. 5/6, Fig. 44). Man kann es hier an allen Zellen, von den stark abgeflachten Deckzellen angefangen, bis zu den Basalzellen beobachten. Tonofibrillen habe ich hier nicht gefunden. Das Exoplasma sieht hier, wohl infolge Hyalinisierung, vollkommen homogen aus und muss sehr fest sein. Bei jungen Tieren von Spinax habe ich in den Basalzellen noch ursprüngliches Verhalten beobachten können, da hier solche aus einer einheitlichen Plasmaart bestehen, die weder dem Endoplasma noch dem Exoplasma gleicht; dagegen ist es bei erwachsenen Tieren auch hier zu einer Differenzierung der beiden Plasmaarten in diesen Zellen gekommen und sie haben dicke Exoplasmahüllen erhalten.

In einer ganz anderen Richtung verändert sich das Epidermisgewebe in der Kappe der zu den dorsalen Flossen gehörenden Stachelanlagen von Spinax niger. Es kommt hier zu Veränderungen, welche sich auf das gegenseitige Verhalten der Zellen beziehen, die aber nicht ohne Einfluss auf deren exoplasmatische Teile, resp. deren Plasmafibrillen bleiben. Das gewöhnliche Stachelzellenepithel wandelt sich hier in ein Sternzellenepithel mit weit voneinander entfernt liegenden Zellen um.

Blochmann (1897) ist der erste, der auf die merkwürdige Modifikation des Epithelgewebes an jener Stelle aufmerksam gemacht hat, und unter seiner Leitung wurde sie von seinem Schüler Koppen (1901) näher untersucht. Ausserdem beschäftigt sich Studnička (1902 b) mit diesem Gewebe und verweist auf die Ähnlichkeit desselben zu einigen Formen des embryonalen Bindegewebes, wobei er die Protoplasmafasern mit Bindegewebsfibrillen vergleicht.

Die allgemeinen Verhältnisse des Gewebes und seine lokale Bedeutung — es stellt uns eine Art von Schmelzpulpa für die Dorsalstacheln dar — sind aus den eben zitierten Arbeiten, besonders jener von Koppen, als bekannt vorauszusetzen;

ich beschränke mich hier nur auf das Anführen einiger Einzelheiten, soweit diese für unsere Zwecke wichtig erscheinen.

Besonders deutlich kann man in diesem Gewebe, Eisenhämatoxylinpräparate vorausgesetzt, die Tonofibrillen beobachten. Sie sind zu Fibrillenbündeln vereinigt und verlaufen durch die Zellbrücken, welche nur aus ihnen zu bestehen scheinen, biegen dann meist gleich um und verlaufen wieder in den nächsten Zellbrücken zu weiteren Zellen (Taf. 9/10, Fig. 67). In den Zellen liegen sie immer im Exoplasma, welches hier das Aussehen einer reinen Fibrillenmasse hat und immer sehr scharf gegen das Endoplasma zu abgegrenzt ist. In einzelnen Zellen ist das[1]) Endoplasma nur an die unmittelbare Nähe des Zellkernes beschränkt und scheint, wenn auch in seltenen Fällen, vollkommen zu fehlen, so dass die Zellen ähnlich, wie wir es seinerzeit bei Petromyzon in gewissen Fällen beobachtet haben, rein exoplasmatisch zu sein scheinen (Fig. 66, rechts). Ob dem wirklich so ist, lässt sich jedenfalls schwer entscheiden; immer kann da eine ganz minimale Menge Endoplasma vorhanden sein, die man an Schnittpräparaten nicht zu sehen bekommt. Besonders charakteristisch ist die Art und Weise, wie sich die aus den Zellbrücken kommenden Fibrillenzüge bei der Ankunft in den Zellkörper in feinere, in entgegengesetzte Richtungen sich begebende Stränge teilen können. Dies, sowie vieles andere kann man sehr gut an unseren Abbildungen (Fig. 66, 67) beobachten.

Die breiten, zwischen den „sternförmigen" Zellen übrig bleibenden Lücken werden an Eisenhämatoxylinpräparaten nur von dem Zellbrückennetze eingenommen. Ausser den dicken Teilen eines solchen kann man da bei der Benutzung stärkerer Vergrösserungen noch feinere Zersplitterungen der exoplasmatischen Verbindungen beobachten (Fig. 66). Das übrige ist

[1]) Selbstverständlich niemals verschleimte!

an solchen Präparaten, abgesehen von spärlichen, hie und da bemerkbaren Coagulaten, vollkommen leer. Erst Präparate, die man stark mit Delafieldschem Hämatoxylin gefärbt hat, zeigen eine blaue flockige Substanz zwischen den Zellen in dem Zellbrückennetze, und so muss man annehmen, dass hier während des Lebens eine vielleicht aus der Körperlymphe entstandene, jedoch wie es scheint mucinhaltige Flüssigkeit vorhanden war. Die hier vorkommende Flüssigkeit ist also nicht mit derjenigen identisch, welche die normalen engen Intercellularlücken füllt, und die, wie aus den Beobachtungen von Flemming (1895), die er an versilberten Präparaten machte, hervorgeht, von der gewöhnlichen Lymphe (deren Rückstände sich mit Argentum nitricum nicht schwärzen) ebenfalls etwas abweichend sein soll.

Beim Lösen der Frage vom gegenseitigen Verhalten der beiden Plasmaarten verdienen neben den bereits oben besprochenen gewöhnlichen Basalzellen die sogenannten „Ameloblasten“ der Zahnanlagen der Placoidschuppenanlagen und der Flossenstachelanlagen der Selachier eine besondere Aufmerksamkeit.

Die gewöhnlichen kleinen Ameloblasten der Dentinzähne und der Placoidschuppen sind Zellen, welche aus einer einzigen, ziemlich dichten Plasmaart bestehen. Die feine Hülle, welche man manchmal an ihrer Oberfläche sieht, hat nur die Bedeutung einer „Pellicula“, also einer Vorstufe der normalen Zellmembran. Die Zellen sind untereinander mittelst rein plasmatischer Zellbrücken verbunden und ähnliche Zellbrücken verbinden sie mit der Exoplasmahülle der oberhalb ihnen liegenden gewöhnlichen Stachelzellen (berücksichtigt wurden Scyllium und Raja).

Die Tonofibrillen sind auch in diesen Zellen vorhanden. Sie sind hier besonders fein und verbinden sich, soweit sich erkennen lässt, niemals bündelartig. Sie verlaufen im ganzen

Plasma der Zelle — ein Exoplasma, welches die Fibrillen in sich übernehmen sollte, ist hier eben nicht vorhanden. Die Verlaufsrichtung der Fibrillen ist mit der Längsrichtung der Zellen parallel. An die untere Oberfläche der Zelle angelangt endigen die Fibrillen ohne besondere Basalstrukturen. Merkwürdig ist, dass sich an einigen Ameloblasten, und zwar an solchen, welche an der Oberfläche der gerade im Durchbrechen begriffenen Zähne anliegen und die sich wahrscheinlich unter ganz anderen Druckverhältnissen befinden, die Fibrillenrichtung verändert. Man bemerkt hier im unteren Teile der Zellen senkrecht zu der Längsachse verlaufende feine, mit der Oberfläche der durchbrechenden Zahnspitze parallele Streifung. Das Plasma der Ameloblasten braucht jetzt eben in der Transversalrichtung widerstandsfähiger zu sein. Nur in einem Falle, und zwar bei Torpedo, finde ich etwas dickere Pelliculen oder Zellmembranen an der Oberfläche der Ameloblasten; doch ist es nicht ausgeschlossen, dass es sich da auch um teilweise Coagulation des weichen Protoplasmas an der Zelloberfläche handeln kann.

Ameloblasten ganz besonderer Grösse und Gestalt kommen an der Oberfläche der Flossenstacheln von Spinaxembryonen vor. Ich habe solche in der Fig. 59, Taf. 7/8 abgebildet. Im allgemeinen gilt von ihnen dasselbe, was bereits in betreff der gewöhnlichen Ameloblasten angeführt wurde. Erwähnungswert ist nur die Andeutung einer Basalstruktur an einigen von ihnen; die Fibrillen treten am unteren Rande der Zelle etwas schärfer auf, und diese Partie kann einigermassen vom übrigen Zellkörper abgesetzt sein. Eine andere Eigentümlichkeit der meisten dieser Zellen besteht darin, dass sie an ihrer oberen Partie einen grossen, intensiv sich färbenden Nebenkern besitzen, dessen Bedeutung mir bisher nicht gelungen ist zu lösen. Diese Ameloblasten grenzen oben direkt an das veränderte Epithelgewebe der Stachelkappe. Die Zellen, an welche

sie hier zuerst grenzen, haben ebenfalls keine Zellmembranen und bestehen aus einer einzigen Art von fibrillenführendem Plasma; erst die weiteren Zellen besitzen deutliche Exoplasmahüllen.

Die bereits oben erwähnten, aus einer einzigen Plasmaart bestehenden Basalzellen und die zuletzt hier besprochenen Ameloblasten sind meiner Ansicht nach vom Standpunkte der Exoplasmalehre sehr wichtig. Ihr Protoplasma befindet sich, wie ja doch niemand bezweifeln wird, noch im ursprünglichen Zustande; es baut jedoch schon, da es die Festigkeit der Zellen so verlangt, bestimmt orientierte Tonofibrillen. Der ganze Zellkörper, in dessen allen Teilen diese Fibrillen verteilt sind, besorgt auf diese Weise neben allen anderen Funktionen auch die mechanischen, welche hier eben den Tonofibrillen zufallen. Man kann sich jetzt vorstellen, dass auf solche Zellen in bestimmten Richtungen besondere Ansprüche gemacht werden; die Zellen würden z. B. auf der einen Seite intensiver ihre chemischen Prozesse besorgen müssen, auf der anderen Seite würden sie mechanisch mehr in Anspruch genommen. Wäre nur das letztere der Fall, könnte das Plasma einfach eine grössere Menge von Fibrillen bauen und sich dabei in toto in eine exoplasmaartige Substanz verwandeln, da jedoch die Aufgaben der Epidermiszellen der niederen Vertebraten zweierlei sind, so muss es zu etwas anderem kommen. Die intensiv sich vermehrenden Fibrillen werden zu der Oberfläche der Zelle verdrängt und nur an dieser Stelle bildet sich durch Umbildung des ursprünglichen Plasmas ein Exoplasma. Das Innere der Zelle wird nun von einem fibrillenfreien Protoplasma, welchem jetzt der Name „Endoplasma“ zukommt, gefüllt. Etwas anders verhält es sich jedenfalls in Fällen, und solcher wird es ja eine Mehrzahl geben, in denen die Zellen eine aktiv an Fibrillenbildung sich beteiligende Zellmembran besitzen. Eine solche Membran stellt, und dies findet man

meistens, erstens die Ausgangsstelle der Fibrillenbildung vor, und zweitens geschieht auch später die Neubildung der Fibrillen (wahrscheinlich durch Längsspaltung) immer nur im Bereiche dieser Zellmembran, die dadurch immer dicker wird, bis sie sich in so dicke Exoplasmaschichten umwandelt, wie wir sie oben erwähnt haben. Selbstverständlich bleibt in diesem zweiten Falle das Innere der Zelle von Fibrillenbildung verschont. Nur bei höheren Vertebraten, und darauf kommen wir später an einer anderen Stelle dieser Schrift zu sprechen, kombiniert sich die Fibrillenbildung inmitten ursprünglich unveränderten Plasmas auf eine ganz eigentümliche Weise mit der Zellmembranbildung.

2. Die Deckplatte.

(Taf. 7/8, Fig. 55, Taf. 9/10, Fig. 60, 64, 65.)

Eine senkrecht gestreifte Deckplatte war, wie wir oben zeigten, schon für die Epidermis junger Selachierembryonen charakteristisch und solche kann man auch auf der Oberfläche der fertigen Epidermis finden, obzwar sie bei Selachiern nirgends so schön ausgebildet ist und nirgends so in die Augen fällt, wie es bei den Cyclostomen der Fall war. Sehr oft scheint es, als ob die freie Fläche der Deckzellen nur von einer etwas dickeren Zellmembran bedeckt wäre.

Gut fixierte Präparate von Scyllium, Torpedo und von Raja zeigen, dass die bei diesen Formen ziemlich dicke Deckplatte aus zwei Schichten besteht. Man findet hier zuäusserst eine vollkommen klare, in der Regel ganz dünne Schichte, an welcher sich, meist mit gewisser Anstrengung, feine senkrechte Strichelung nachweisen lässt und darunter eine feste, dichte, mit allen Farbstoffen dunkel sich färbende Schichte, welche eine direkte Fortsetzung der Zellmembran zu sein scheint, deren alle Eigenschaften, abgesehen von der bedeutenderen Dicke, sie hat (Taf. 9/10, Fig. 64). Beide diese Schichten sind gegeneinander

und die untere von ihnen gegen das Endoplasma zu vollkommen scharf abgegrenzt. Die Schlussleisten, welche die Zellen untereinander verbinden, befinden sich zwischen den oberen Partien der Deckplatte und treten hier infolge ihrer Helligkeit sehr auffallend auf; die unteren homogenen Schichten sind seitlich untereinander meist schon mittelst Zellbrücken verbunden. Etwas anderes habe ich einmal bei Torpedo gesehen. Es handelte sich hier um eine helle Schichte, welche unten mittelst einer dicken dunklen Linie vom eigentlichen Zellinhalte abgesetzt war (Taf. 7/8, Fig. 55). Offenbar waren hier nur die Dickenverhältnisse beider Schichten der Deckplatte geändert. Eine Struktur konnte in der unteren dichten Zone der Deckplatte an keinem dieser Präparate nachgewiesen werden; ebenso wenig konnten hierher die Tonofibrillen der Zellmembran verfolgt werden.

Vollkommen abweichende Verhältnisse fand ich an jenen Präparaten von Torpedo, an denen die Stachelzellen auf die oben erwähnte Weise, durch Auflösung des Exoplasmas, verändert waren. Die Deckplatte zeigte hier nicht die soeben beschriebene Zusammensetzung aus zwei Schichten, sondern war deutlich alveolär gebaut, wobei die an der Oberfläche liegenden Alveolen etwas grösser waren, als die übrigen (Taf. 9/10, Fig. 60). Auch hier liessen sich die Tonofibrillen nicht bis in den Bereich der Deckplatten hinein verfolgen. Jedenfalls war dabei der Umstand sehr hinderlich, dass sich die Lamellen der Deckplatte auf eine ähnliche Weise färbten wie die Fibrillen im unteren Teile der Zelle, trotzdem spricht aber alles dafür, dass die Fibrillen in der Deckplatte vollkommen fehlen.

Die Befunde an den zuletzt erwähnten Objekten scheinen mir besonders wichtig zu sein. Sie sprechen ganz entschieden dafür, dass auch bei Selachiern die Deckplatte einen alveolären Bau hat und sich somit von derjenigen der niederen Type nicht unterscheidet. Im unteren Teile der Deckplatte sind bei

Selachiern die Alveolen kleiner und zusammen mit den sie voneinander trennenden Lamellen von einer färbbaren Substanz durchtränkt und lassen sich somit an gewöhnlichen Präparaten nicht beobachten; die Struktur ist hier einfach verdeckt. Nur am äusseren Rande der Deckplatte treten die Alveolen deutlich zutage und ihre Wände sind es, welche die oben erwähnte senkrechte Strichelung der äusseren hellen Zone bedingen.

Wie bei den Cyclostomen, werden auch bei Selachiern die obersten Zellschichten der Epidermis fortwährend abgestossen und neue Deckzellen kommen an die Stelle der alten; selbstverständlich sind es Stachelzellen, welche ihre Körper den neuen Anforderungen, welche an sie jetzt gestellt werden, anpassen müssen. Dasselbe, was von der Epidermis gilt, gilt auch betreffend des Epithels der Mundhöhle.

Zeichen, die dafür sprechen, dass eine solche Abstossung der Zellen geschieht, sieht man fast allgemein an der Oberfläche der Selachierepidermis, und besonders deutlich sieht man es bei Formen, welche eine dichte Placoidschuppenbedeckung haben. Hier erhalten sich an der Epidermisoberfläche wegen der durch die Schuppen mehr geschützten Lage die abgestossenen Zellen, welche anderswo leicht abgestreift werden. Sehr oft sieht man übrigens, und zwar auch bei Formen mit nackter Haut (Torpedo), gerade in Ablösung begriffene Zellen an der infolgedessen in Unordnung geratenen Oberfläche der Epidermis. Schon oben haben wir auf einer Stelle (S. 65) das veränderte Aussehen solcher abgestossenen und nun dem Untergange geweihten Zellen erwähnt. Die Zellen besitzen jetzt meistens eine dicke Exoplasmahülle an ihrer Oberfläche, die wohl infolge Aufquellung der bisherigen Zellmembran zustande gekommen ist. Die Unterschiede zwischen der ehemaligen Deckplatte und dem übrigen Exoplasma lassen sich kaum oder überhaupt nicht erkennen, da jetzt beide von derselben Dicke sind. Das aufgequollene Exoplasma, das immer noch ein

unverändertes Endoplasma einschliessen kann, ist entweder homogen oder es lässt sich an ihm eine etwa schaumige Struktur beobachten. Besonders bei Myliobatis habe ich diese Veränderungen an abgestossenen Zellen beobachtet (vergl. Taf. 5/6, Fig. 45, 46). Ich erblicke in solchen Zellen einen sehr gewichtigen Beweis dafür, dass es sich da um eine physiologische Zellenabstossung handelt und nicht um zufällige Läsionen des Zellenverbandes, welche etwa beim Fange der Tiere oder bei anderer Gelegenheit zustande kommen könnten.

An Stachelzellen der oberflächlichsten Schichte, welche natürlich an die Stelle der Deckzellen treten werden oder wirklich schon treten, findet man bei Selachiern zuerst keine Veränderungen, die dafür sprechen könnten, dass sie sich zu ihrer künftigen Aufgabe vorbereiten. Erst dann, nachdem die Zellen an die Oberfläche gelangen, bilden sie eine Deckplatte, welche sich, soviel sich entscheiden lässt, von der früheren nicht unterscheidet.

3. Die Wolffsche Cuticula.

Eine der Wolffschen Cuticula entsprechende parallelkonturierte dünne Schichte habe ich an der Oberfläche der Selachierepidermis niemals gesehen; an ihrer Stelle finde ich sehr oft eine deutliche Secretschichte, welche die Epidermis in verschiedener Dicke bedeckt und in welcher meist auch die abgestossenen Zellen eingeschlossen sind. Es ist nicht wahrscheinlich, dass es sich da um ein Analogon der Wolffschen Cuticula der niederen Formen handeln würde.

4. Die Basalstrukturen.

(Taf. 7/8, Fig. 52, 53, 54, 57, Taf. 9/10, Fig. 63.)

Das allgemeine Aussehen der Basalzellen wurde bereits oben beschrieben und ebenfalls wurde dessen erwähnt, wie

die Protoplasmafibrillen von oben dem Zellkern entlang kommend, unten die ganze Breite des Zellkörpers einnehmen, bis sie an der Basalfläche der Zellen endigen. Ganz einfach geschieht diese Endigung nicht; es kommen hier besondere Basalstrukturen vor, die jenen von Petromyzon vollkommen ähnlich zu sein scheinen.

In jeder Basalzelle befindet sich zuunterst eine Schichte von kurzen „Basalstäbchen", welche aus einer ziemlich lichtbrechenden Substanz bestehen und etwas dunkler sich färben als das Plasma, in welchem sie eingelagert sind. Besonders an Eisenhämatoxylinpräparaten treten sie sehr auffallend auf. Das Säurefuchsin der van Giesonschen Doppelfärbung, durch welches die darunter liegende Basalmembran intensiv gefärbt wird, färbt nicht unsere Basalkörperchen, die sicher der Zelle selbst zugehören und nicht bindegewebiger Natur sind. Wie ich es oben beim Besprechen der Basalstrukturen von Petromyzon angegeben habe, sehe ich in den betreffenden Gebilden gewissermassen Endanschwellungen der Tonofibrillen (vergl. Fig. 52, 53).

Hie und da — ich habe es z. B. bei Acanthias und bei Myliobatis beobachtet — wird die Basalkörperchen enthaltende Schichte des Zellplasmas vom übrigen Plasma durch eine ganz feine Linie abgegrenzt und man kann da ähnlich, wie wir es bei Amphioxus getan haben, von einer wirklichen Basalplatte sprechen. Die Basalplatten — den Namen kann man übrigens auch in anderen Fällen anwenden — berühren sich an ihren unteren Rändern miteinander und es ist nicht ausgeschlossen, dass sie hie und da miteinander verschmelzen. Immer handelt es sich jedoch in solchen Fällen um Ausnahmen. Anders ist es, soviel ich beurteilen kann, nur in dem Epithel der oberen Wand der Mundhöhle von Chimaera, aus dem ich vor einigen Jahren (1903) eine ganz eigentümliche Basalstruktur beschrieben habe. Die Basalstäbchen, und um solche hat es

sich da ganz sicher gehandelt, waren in diesem Falle so fein und lagen so dicht, dass es schien, als ob die Zelle unten durch einen gestrichelten Saum abgeschlossen wäre; diese Säume verschmelzen da zuunterst wirklich miteinander.

Wie ich es bereits bei Petromyzon angegeben habe, kann man auch bei Selachiern, und besonders bei diesen sehr oft und sehr deutlich sehen, dass die Basalstäbchen viel inniger mit der sogenannten Basalmembran als mit den Tonofibrillen, zu denen sie gehören, oder mit dem Zellplasma der Zelle überhaupt zusammenhängen. Man sieht dann an der abgerissenen Basalmembran einen dichten Stäbchenbesatz, der ihr, wenn man sie von der Fläche aus betrachtet, ein fein punktiertes Aussehen verleiht. In vereinzelten Fällen kann man sehen, dass sich die ganze „Basalplatte“ (in dem Sinne, wie wir es oben angegeben haben) vom übrigen Zellkörper abreisst und am Corium haften bleibt (Taf. 7/8, Fig. 57). Jedenfalls findet man in einzelnen Fällen auch andere Zustände; die Basalkörperchen lösen sich hie und da doch vom Corium ab und bleiben im Inneren der abgerissenen Zellen. Manchmal sieht man auch, dass sie aus der Zelle nur halb ausgezogen sind, so dass es dann scheint, als ob die Zelle mittelst Zellbrücken mit den darunterliegenden Schichten verbunden wäre. Alle die in früheren Zeilen erwähnten Zustände kann man natürlich nur dort sehen, wo in den Präparaten infolge nicht ganz passender Fixation, oder da das Material nicht ganz frisch war, stärkere Schrumpfungen bemerkbar sind; an vollkommen guten Präparaten liegen die Basalzellen direkt der Basalmembran und diese dem übrigen Corium an und man bemerkt zwischen ihnen keine Lücken.

Ebensowenig wie zellbrückenähnliche Verbindungen habe ich eine Verzahnung der Elemente mit dem Corium, wie sie z. B. F. E. Schulze (1867) von einer Reihe von Objekten beschrieben und abgebildet hat, gefunden. Wo man bei

Selachiern etwas Ähnliches findet, handelt es sich sicher nur um Artefakte, die durch besonders starke Schrumpfung der Gewebe zustande kommen. Ich selbst habe etwas Ähnliches einmal bei Scyllium beobachtet, und waren hier die Falten, in welche die Basalmembran gelegt war, so ungleich und fehlten stellenweise, dass man nicht im geringsten im Zweifel sein konnte, um was es sich handelte. Sehr regelmässige feine Faltenbildungen habe ich einmal stellenweise an der Epidermis der Rückenschilder von Acipenser beobachtet (Taf. 7/8, Fig. 58). Nur diese letzteren möchte ich für präformiert halten.

Ich sollte jetzt noch auf eine weitere Frage, und zwar diejenige nach dem Zusammenhange der Basalzellen mit Bindegewebszellen des Coriums, eingehen, doch lasse ich sie diesmal, da sie mit unserem Thema nicht direkt zusammenhängt, beiseite und kehre zu ihr erst wieder in einem anderen Kapitel zurück. Es genügt vielleicht, wenn ich hier anführe, dass die Verhältnisse bei Selachiern zum Lösen dieser Frage, soviel ich mich überzeugen konnte, durchaus nicht günstig sind.

5. Die Basalmembran.

Auch bei Selachiern kommt an der Grenze zwischen der Epidermis, resp. den anderen von uns näher bezeichneten Epithelgeweben und dem darunterliegenden Gewebe eine festere, membranartige Schichte vor, welche bereits im vorangehenden Abschnitte öfters unter dem Namen „Basalmembran“ angeführt wurde (Taf. 7/8, Fig. 57).

Die Basalmembran färbt sich auch hier intensiv rot nach der van Giesonschen (resp. Hansenschen) Doppelfärbung und hat auch sonst alle Eigenschaften einer bindegewebigen Schichte. An Bielschowsky-Präparaten findet man sie immer dunkel gefärbt. Es handelt sich in ihr ganz deutlich um die oberflächlichste, selbständig gewordene Fibrillenschichte

des Coriums, welche hyalinisiert wurde und sich so von dem darunter liegenden unveränderten Gewebe auffallend unterscheidet. Da sie viel dicker ist als jene von Petromyzon, kann man an ihr keine „Poren“ nach den Basalstäbchen beobachten; bei genügender Aufmerksamkeit kann man jedoch an ihr Grübchen entdecken, in welchen die Stäbchen befestigt waren.

V. Teleostier.

Die Teleostierepidermis habe ich an einer grossen Anzahl von Formen untersucht, von welchen ich hier folgende nennen kann: Serranus cabrilla, Lophius piscatorius, Scorpaena porcus, Anarrhichas lupus, Cepola rubescens, Lepadogaster gouani, Phrynorrhombus unimaculatus, Carassius auratus, Cobitis fossilis, Cyprinodon (Lebias) calaritanus, Amiurus catus, Ophidium barbatum, Anguilla fluviatilis, Hippocampus sp., Syngathus sp.

Auch bei Teleostiern begegnen wir wieder demselben Typus der Epidermis, den wir bei früheren Gelegenheiten beschrieben haben, und besonders die typischen (indifferenten) Epidermiszellen lassen sich hier genau so wie früher in Deckzellen, Stachelzellen und in Basalzellen einteilen. Die Unterschiede, die man da gewöhnlich beobachtet, und diese sind nicht gering (der Habitus des Gewebes kann ein vollkommen anderer sein als in früheren Fällen), beziehen sich etwa auf folgendes: Die typischen Epidermiszellen sind durchwegs kleiner als bei Selachiern oder Cyclostomen und meistens sogar sehr klein. Dasselbe gilt von den Deckzellen, die vielfach stark abgeflacht sind und an deren Oberfläche man niemals eine so deutlich ausgebildete Deckplatte, wie wir sie bei Cyclostomen gesehen haben, beobachten kann. Die Deckplatte ist hier sogar weniger gut entwickelt als bei Selachiern und manchmal fehlt eine solche überhaupt. Die Deckzellen sind dann nur von einer etwas dickeren Zellmembran bedeckt. Die auffallendsten Unter-

schiede werden durch die Anzahl und die Grösse der Drüsenzellen bedingt. Es kommen Fälle vor, in denen die Drüsenzellen — es handelt sich um Schleimzellen und Kolbenzellen (bei Lepadogaster auch um „sackförmige Drüsenzellen") — nicht viel reichlicher vorhanden sind und nicht dichter aneinander liegen, als in den vorangehenden Fällen; auf der anderen Seite kommen jedoch auch solche vor, in denen die ungemein zahlreichen und grossen Drüsenzellen der einen oder der anderen Art fast das gesamte indifferente Zellmaterial verdrängen, so dass es hier nur in minimaler Menge vertreten ist. Von den vor mir untersuchten Formen habe ich bei Cobitis, bei Amiurus, Lepadogaster, Ophidium und Anguilla, also durchwegs bei Formen mit nackter Körperoberfläche, diesen Zustand am extremsten entwickelt gefunden. Die indifferenten Zellen scheinen da nur zu dem Zwecke vorhanden zu sein, damit sie zwischen den dicht aneinanderliegenden Drüsenzellen ein zelltrennendes Fachwerk bilden. Ihre Gestalt kann, wie ich seinerzeit (1899) an einem Beispiele — Ophidium — gezeigt habe, vollkommen modifiziert sein; sie sind blättchen- oder lamellenartig, behalten aber dabei, wie ich mich an meinen Objekten überzeugen konnte, immer ihre Individualität. Nirgends habe ich ein syncytiales Netz zwischen den Drüsenzellen gefunden, wie es neuestens Nusbaum-Kulczycki (1906) auf Grundlage ihrer Untersuchungen an Tinca vulgaris angegeben haben. Abgesehen von den Basalzellen, welche sich dabei, obzwar von den Drüsenzellen stark bedrängt, an der Epithelbasis erhalten, kommen typische Zellen in grösserer Anzahl nur an der äusseren Epidermisoberfläche vor, wo sie eine besondere, bis drei Zellschichten dicke, aus kleinen Elementen bestehende Zone bilden, welche nach aussen von kleinen Deckzellen bedeckt wird. Auch hier in dieser Schichte kommen übrigens kleinere Schleimzellen vor. In allen solchen Fällen handelt es sich um auffallend dicke Epidermis, welche hierin derjenigen der Cyclostomen durchaus

nicht nachsteht, aber auf der anderen Seite begegnet man wieder Fällen, in denen die Epidermis nur ganz dünn ist und aus wenigen (zwei oder drei) Zellschichten bestehen kann; eine solche beobachtete ich z. B. bei Hippocampus und bei Syngnathus, und wird eine solche wohl eine grössere Verbreitung in der Teleostierreihe haben.

Aus den Angaben, die wir im vorangehenden gemacht haben, ersieht man, dass die Epidermis der Teleostier viel mannigfaltigere Verhältnisse aufweist, als jene der Cyclostomen und Selachier. Wir haben etwa drei wichtigste Typen hervorgehoben; neben einem solchen, der sich am ehesten an den Cyclostomentypus anschliessen würde, erwähnten wir die drüsenreiche Epidermis, welche gewiss den Höhepunkt der Epidermisentwickelung, wie er bei Wassertieren überhaupt erreicht werden kann, vorstellt, und schliesslich die durch Reduktion entstandene niedrige Epidermis der Lophobranchier. Selbstverständlich liessen sich, wenn man nur seine Untersuchungen auf eine grössere Anzahl von Formen ausdehnen wollte, noch weitere Typen feststellen. Auch auf einen anderen Umstand muss hier besonders hingewiesen werden, auf die grossen Schwankungen in der Dicke und in der Struktur, welche die Epidermis an verschiedenen Teilen des Körpers aufweist [1]). Die Epidermis der Teleostier hat nämlich, wie es übrigens allgemein bekannt ist, einen anderen Charakter am Kopfe, einen anderen wieder an der Schwanzpartie des Körpers, wo sie meist einfacher gebaut und weniger drüsenreich ist.

Wegen dieses Formenreichtums eignet sich die Teleostierepidermis nicht zu einer solchen zusammenfassenden Darstellung, wie wir sie oben z. B. von derjenigen der Selachier gegeben haben; es müsste sich die Beschreibung zuerst auf

[1]) Einmal habe ich z. B. in der Epidermis (Carassius auratus) auch ein Sternzellengewebe beobachtet. Vgl. meine Arbeit 1899.


Fig 83


Fig 93


Fig 85


Fig 86

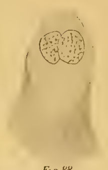

Fig. 88.


Fig. 89.


Fig 90.


Fig 94


Fig 95.


Fig. 96.


Fig. 97

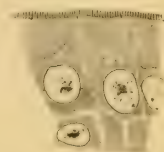

Fig 84


Fig 91


Fig. 92

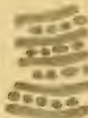

Fig 87


Fig 98.


Fig. 99.

einzelne Typen beziehen, und dies würde uns an dieser Stelle, wo es sich uns doch nur um allgemeine Fragen handelt, zu weit führen. Es genügt vollkommen, wenn wir darauf Nachdruck legen, dass sich die typischen Zellen bei allen Unterschieden, die man da eventuell beobachten kann, von denen der übrigen Wassertiere prinzipiell nicht unterscheiden.

Da ihre Zellen wegen ihrer geringen Grösse zu feineren cytologischen Untersuchungen ohnehin weniger geeignet erscheinen, so genügt es, wenn wir im folgenden nur flüchtig wenigstens auf einige Umstände gesondert hinweisen.

Die typischen Epidermiszellen der Teleostier bestehen immer aus Exoplasma und Endoplasma. Das Endoplasma verschleimt bei Teleostiern, soviel ich beobachten konnte, niemals; die Secretionsfunktion ist hier immer für besondere Drüsenzellen, die in reichlicher Menge vorhanden sind, vorbehalten.

In solchen Fällen, in denen die typischen Zellen durch Drüsenzellen verdrängt werden (der zweite Typus), muss sich ihr Endoplasma auf ein Minimum beschränken und bildet nur kleine Höfe in der Umgebung der Zellkerne; die Ausläufer solcher Zellen, die nur der Stützfunktion dienen, sind dann rein exoplasmatisch. Abgesehen von solchen Fällen tritt das Exoplasma der typischen Zellen immer in der Gestalt dünner, scharf vom Endoplasma abgegrenzten Zellmembranen, in denen sich eine faserige Struktur, Tonofibrillen, wenn überhaupt, so nur stellenweise nachweisen lässt. Trotzdem muss man annehmen, dass auch diese Zellen keine Ausnahme machen und dass — wie übrigens überall — auch hier ein vollständiges Fibrillengerüst in der Epidermis vorhanden ist. Weitere Untersuchungen, zu welchen man jedenfalls spezielle Methoden wird heranziehen müssen, werden uns davon belehren, auf welche Weise dieses Gerüst angeordnet ist. — Dass die Zellen immer deutlich von-

einander abgetrennt sind, wurde schon oben hervorgehoben, und es muss vielleicht nicht besonders betont werden, dass es die Zellbrücken sind, welche sie miteinander verbinden. Man kann solche in allen Fällen mit der grössten Deutlichkeit beobachten, und zwar sind sie an entwickelter Epidermis immer schon fadenförmig, niemals lamellenartig. Einigemal, so z. B. bei Anguilla, fand ich durch Brückenverzweigungen entstandene förmliche Netze zwischen den Epidermiszellen der oberen Zellenlagen.

Die Deckzellen der Teleostier gleichen wegen geringer Entwickelung, resp. wegen Mangel der Deckplattenschichte noch bedeutender den gewöhnlichen Stachelzellen, als es anderswo der Fall ist. Man findet Fälle, in denen die obersten Zellen aussen nur von einer wenig verdickten Zellmembran bedeckt sind, die kaum den Namen „Deckplatte" verdient. So habe ich es z. B. bei Amiurus beobachtet. Anderswo findet man eine homogene dicke Schichte, an der man stellenweise Andeutungen einer senkrechten Strichelung sieht, anderswo — so habe ich es bei Anguilla gefunden — ist die senkrechte Strichelung der oben von glatter Kontur begrenzten Schichte sehr deutlich und man hat schon so eine Deckplatte vor sich, wie wir sie bei Selachiern sahen. Die alveoläre Bauweise ist hier jedenfalls wegen der geringen Dimensionen der einzelnen Bestandteile schwer sichtbar, man kann sie aber von der Fläche an dem Pleurosigmabilde erkennen. Schliesslich kann man in einigen Fällen folgendes beobachten: Die Zelle wird oben von einer mehr oder weniger verdickten Exoplasmaschichte begrenzt und an dieser befinden sich aussen entweder kurz stäbchenförmige oder, und dies gewöhnlich, niedrige leistenförmige Auswüchse. Auch hier handelt es sich um eine auf eigentümliche Weise umgewandelte Deckplatte, deren Lamellensysteme sich etwa so modifiziert haben, wie wir es unten bei Petromyzon erwähnen werden, oder sogar

in kurze Stäbchen zerfallen. Das letztere habe ich deutlich bei Scorpaena porcus (Epidermis der oberen Seite des Kopfes) beobachtet; niedrige Lamellen sah ich z. B. bei Lepadogaster, bei Cyprinodon und besonders deutlich bei Lophiuslarven. Es scheint, dass die zuletzt beschriebene Bauweise der Deckplatte eine noch grössere Verbreitung bei Teleostiern hat. Unter den wenigen Angaben, die sich in der Literatur über Strukturen der freien Fläche der Teleostierepidermis finden, fand ich auch solche, die sich auf die soeben erwähnte Struktur beziehen. So zeichnet z. B. Oxner in seiner Kolbenzellenarbeit von Conger und von Leptocephalus Deckzellen mit kurzen fadenförmigen oder leistenförmigen Auswüchsen (1905, Taf. XXV), und Hoyer (1901, S. 146) erwähnt von Hippocampus Deckzellen, die einen Besatz von feinen Leistchen besitzen. Die zuletzt angeführte Angabe konnte ich übrigens bei eigenen Untersuchungen bestätigen. Eine andere der Literaturangaben, die ich finden konnte, diejenige von F. E. Schulze (1867) erwähnt senkrechte Streifung des Grenzsaumes und wieder eine andere desselben Forschers (1869) spricht von einem Cuticularsaum, „welcher von zahlreichen Poren durchsetzt ist“, die in bogenförmigen, parallelen Reihen angeordnet zu sein scheinen (l. c. S. 305, Taf. XVIII, Fig. I Hippocampus). Wahrscheinlich handelt es sich hier um eine gewöhnliche Deckplatte, deren Alveolen regelmässig auf die gerade angegebene Weise angeordnet sind.

Eine „Cuticula“ wurde von Wolff (1889) bei Cobitis fossilis, Carassius auratus und bei Anguilla fluviatilis (wo nach ihm eine Deckplatte fehlen sollte) gefunden. Ich fand besonders in einem der von mir untersuchten Fälle eine sehr deutliche und dicke Wolffsche Cuticula, und zwar handelte es sich um die Epidermis aus der oberen Partie des Kopfes von Scorpaena porcus. Die Deckzellen besitzen hier kurze Auswüchse, welche ich oben als den Rest einer Deckplatte gedeutet

habe, und oberhalb von ihnen liegt eine dicke Membran, welche sich vielfach in Falten legt und von der Oberfläche der Deckzellen sich abhebt. Auch bei Anguilla habe ich sehr deutlich eine solche Cuticula gesehen, doch anderswo konnte sie nicht mit der genügenden Deutlichkeit nachgewiesen werden. Es ist nicht ganz ausgeschlossen, dass sich einige der Wolffschen Angaben nur auf die äussere helle Zone der gewöhnlichen Deckplatte beziehen.

Die Basalzellen der Teleostier sind meistens sehr klein und unansehnlich. Ihr Endoplasma ist entweder allseitig von einer dünnen Zellmembran umgeben oder es ist der untere Teil der Zelle in toto in Exoplasma umgewandelt. Das letztere konnte ich — um ein Beispiel anzuführen — bei Cyprinodon beobachten, wo das Exoplasma ausserdem sehr deutlich und fein zerfasert war. Bei Anguilla finde ich etwas dickere, sockelartig erweiterte, basalplattenähnliche Verdickungen der Zellmembran an der hier in Betracht kommenden Stelle. Eine wirkliche Basalmembran ist, wenn sie überhaupt vorkommt, von minimaler Dünne und hat jedenfalls auch hier dieselbe Bedeutung wie in allen vorangehenden Fällen.

VI. Amphibien.

Wenn wir von den Perennibranchiaten und den Gymnophionen, welche ich hier nicht berücksichtige, absehen, können wir bei Amphibien überall zwei wesentlich verschiedene Zustände der immer mehrschichtigen Epidermis unterscheiden. Wir haben da zuerst die larvale Epidermis, welche durch ihren Drüsenreichtum, dünne Zellmembranen und dadurch, dass sie oben von einer Deckplatte bedeckt ist, vollkommen derjenigen der Cyclostomen und der Fische entspricht, und die definitive Epidermis der erwachsenen Tiere, welche der Drüsenzellen vollkommen entbehrt, und deren Zellen fast ausschliess-

lich aus Exoplasma bestehen und deren Oberfläche sich durch Verhornung verhärtet. Durch die Verhornung der obersten, jetzt flach gewordenen Zellen hat sich die Epidermis sehr vorteilhaft der neuen Lebensweise der Tiere angepasst, aber auch die anderen Modifikationen, denen man da begegnet, sind als Anpassungserscheinungen aufzufassen. Durch den Schwund der Drüsenzellen und Verdickung der Zellmembranen ist das Epidermisgewebe sozusagen „trocken" geworden, während es früher grösstenteils aus weichem Plasma und dessen Modifikationen bestand. Es verdient schliesslich noch darauf aufmerksam gemacht zu werden, dass in der normalen Amphibienepidermis immer nur wenige, meistens nur eine oder zwei Zellschichten vollkommen verhornt sind, während die darunter liegende eine oder zwei Ersatzschichten deutliche Zeichen des Verhornungsprozesses aufweisen. Die Hornschichte der Epidermisoberfläche, deren oberflächlichste Lamelle den älteren Autoren und noch Leydig als eine Cuticula imponiert hat[1]), ist daher in jedem Falle, und besonders bei Urodelen, nur dünn; somit unterscheidet sich diese Epidermis am auffallendsten von derjenigen der Amnioten, wo die Hornschichte meist wenigstens so dick ist wie ihre Unterlage.

Bei meinen Untersuchungen stand mir folgendes Material zur Disposition: Von Urodelen waren es Larven, sowie erwachsene Tiere von Triton taeniatus und Salamandra maculata und ein erwachsenes Exemplar von Diemyctylus viridescens. Von Anuren waren es Embryonalstadien von Rana und Bufo, Kaulquappen von Rana, Hyla, Bombinator und Pelobates und schliesslich ganz junge, sowie ältere Exemplare von Bufo und von Rana. An diesem Materiale, welches sich gegenseitig ver-

---

[1]) Auch von Gaupp (1904) werden eine besondere Cuticula und Kornschichte unterschieden.

vollständigte, konnte ich ziemlich genau die ganze Entwickelungsgeschichte der Amphibienepidermis untersuchen.

A. Embryonale Zustände.

(Taf. 9/10, Fig. 69, Taf. 11/12, Fig. 71—73.)

Das einschichtige Stadium des Ectoderms kann bei Amphibien (Anuren!) vermisst werden und gleich anfangs haben wir eine zweischichtige Epidermis vor uns. Bei Anurenlarven tragen einige von den Zellen dichte Cilien, die meisten sind jedoch unbewimpert und gerade an diesen lässt sich eine deutliche, alveolär gebaute Deckplatte beobachten. Bei etwas grösseren Embryonen von Bufo präsentiert sich uns diese meist als ein pigmentfreier Alveolensaum, der die dicht vom Pigment ausgefüllte Zelle aussen bedeckt und an dem man feine senkrechte Striche und die bekannte Punktenreihe, von der Fläche dagegen eine ziemlich undeutliche Pleurosigmastruktur beobachten kann. Aussen wird diese Schichte von einer deutlichen Membran bedeckt, welche die Alveolen abschliesst. Dies ist die Wolffsche Cuticula, welche bereits sehr früh auftritt. Manchmal scheint es, ob sie einfach der ehemaligen einfachen Zellmembran der Ectodermzelle, unter welcher sich die Deckplatte erst ausbilden würde, entspräche.

Die Flimmerzellen der embryonalen Epidermis zeigen im gleichen Niveau mit der Deckplattenschichte einen etwas dichter gebauten Randsaum und tragen ebenfalls eine feine Cuticula.

Pfitzner (1880) hat zuerst die Meinung ausgesprochen, dass sich die Deckplatten, resp. Grenzsäume der Epidermis auf irgend welche Weise aus den Resten der später schwindenden Flimmerbesätze bilden und gewissermassen eine Rückbildung derselben vorstellen. Dieser Deutung hat sich später u. a. auch Studnička (1897 b) angeschlossen; sie ist jedoch, wie es am genauesten Joseph (1902) nachgewiesen hat, heute

nicht mehr haltbar. Es handelt sich da um zwei vollkommen voneinander unabhängige Bildungen. Fischel (1900, eigentlich früher schon Pfitzner) hat Flimmerzellen mit rückgebildeten Cilien beobachtet und diese wandeln sich da in kurze stäbchenförmige Gebilde, welche vollkommen anders aussehen als die Lamellen der Deckplatte, welche dazu auch schon unterhalb des Niveau der Schlussleisten liegen. Auch ich fand jetzt solche rückgebildete Cilien und kam zu der Ansicht, dass es der Grenzsaum der Flimmerzellen ist, der der Deckplatte entspricht. Auch die andere, von Gurwitsch (1901) vertretene Ansicht, nach der sich die Cilien im Innern der Deckplatte differenzieren sollten, ist nicht haltbar (vergl. Joseph, 1902). Die Cilien sind eben Fortsätze der Zelle. In meiner Arbeit (Studnička, 1899 b, Taf. I, Fig. 2) zeichne ich eine Zelle, die eine Deckplatte und zugleich Reste von Cilien zeigt. Die Frage, die hier berührt wurde, hängt, wie wir sehen, mit dem Thema unserer Arbeit nicht zusammen und so werde ich mich hier mit ihr nicht weiter beschäftigen.

Die Zellen der embryonalen Epidermis — um zu dieser wieder zurückzukommen — besitzen an allen ihren Seiten dünne, wie es scheint strukturlose Pelliculen und sind voneinander mittelst Intercellularlücken getrennt und mittelst Zellbrücken verbunden.

B. Die larvale und die fertige Epidermis.

1. Die Zellmembran.

Nach Pfitzner (1880) wird bei Salamandra „die Begrenzung der Zellen“ durch „eine dichtere Modifikation des Protoplasmas gebildet, die aber nach dem Inneren zu keine scharfe Begrenzung zeigt, sondern in allmähligem Übergange hervortritt.“ In der Monographie des Frosches von Gaupp-Ecker (1904) wird die Zellmembran oder ein Exoplasma über-

haupt nicht erwähnt, obzwar daselbst eine Abbildung enthalten ist, welche Epithelzellen mit deutlicher Differenzierung in Exoplasma und Endoplasma vorstellt (l. c. III, S. 471).

In der neueren Literatur findet man eigentlich nur in der Arbeit von Mercier (1904) einige Angaben über die Zellmembran, resp. das Exoplasma der Epidermiszellen von Froschlarven. Mercier findet bei jungen Larven ganz dünne Zellmembranen dagegen in älteren Stadien, solchen, in denen die Hinterfüsse zum Vorschein kommen, dicke fibrillär differenzierte Exoplasmen, die — so geht aus seinen Angaben hervor — durch Umbildung des Zellplasmas entstehen[1]).

Die Protoplasmafasern haben bisher keinen Bearbeiter gefunden. Beobachtet wurden sie wahrscheinlich schon von Leydig, der in seinen Arbeiten „längsfaserige Züge" im Protoplasma der Epidermis von Hyla und bei Bombinator (1879) erwähnt.

Wie in der embryonalen Epidermis, so haben auch in der larvalen, und zwar bei allen von mir untersuchten Formen, die Zellen deutliche Zellmembranen, welche deutlich exoplasmatischer Natur sind. Sie verfolgen zwar womöglich die Konturen der hier zwischen die Drüsenzellen wie eingekeilten typischen Epidermiszellen, doch sind die scharfen Kanten der Zellen und die Fortsätze, in welche deren Körper hie und da auslaufen, schon hier rein exoplasmatisch und massiv. Das Exoplasma ist hier immer scharf gegen das Endoplasma zu abgegrenzt. Tonofibrillen lassen sich da im Exoplasma nicht nachweisen.

Die Zellen enthalten, da die Zellkerne bei den Amphibienlarven ungemein gross sind, in ihrem Inneren eigentlich wenig Endoplasma. Es bleibt nur eine ziemlich enge Lücke zwischen dem Zellkerne und der Membran für das Endoplasma

[1]) Die Angaben von Mercier sind übrigens nicht klar genug. Vielleicht hat er nur die dicken Fibrillenbündel der Basalzellen (siehe unten) beobachtet.

übrig. Das letztere ist nirgends verschleimt (obzwar die Deckplatten eine Art Schleimreaktion zeigen können!) und enthält mit der Ausnahme der unten besonders zu besprechenden Basalzellen keine Tonofibrillen. Es scheint fein granuliert zu sein und ist ziemlich dicht.

Beim Übergange zu dem Landleben ändert sich allmählich das Aussehen des Gewebes. Bei ganz jungen Fröschen, welche sich erst unlängst ausserhalb des Wassers zu bewegen angefangen haben und deren Epidermisoberfläche nur eine ganz dünne Hornlage besass, habe ich an allen Zellarten durchaus dickere Exoplasmaschichten gefunden, und die Tonofibrillen traten hier zuerst deutlich auf. Die Basalzellen zeigten hier noch am ehesten das ursprünglichste Verhalten; sie besitzen noch eine dünne Membran und verhältnismässig viel Endoplasma; die gewöhnlichen Stachelzellen haben jetzt schon viel dickere Exoplasmahüllen, aber das Endoplasma ist in ihnen in etwa derselben Menge vorhanden wie früher in den Larven; es hat daher nicht abgenommen. Nur in den obersten Zellen konnte man neben einer bedeutenden Zunahme des Exoplasmas auch eine Abnahme des Endoplasmas beobachten, welches schliesslich ganz oben in den verhornten Zellen vollständig fehlt.

Bei erwachsenen Anuren, sowie bei der von mir in dieser Richtung untersuchten Salamandra bestanden die Zellen schon fast ausschliesslich aus Exoplasma. Die ehemaligen Zellmembranen sind hier noch dicker geworden und das Endoplasma hat sich hier meistens nur an enge abgerundete Bezirke in der unmittelbaren Nähe der Zellkerne beschränkt; es ist auch hier noch ziemlich dicht und ist deutlich innerhalb der perinuclealen Höfe bemerkbar. Nur hie und da hat es so ein Aussehen als ob der Zellkern inmitten des Zellkörpers einfach geschrumpft wäre und einen leeren Raum an seiner Peripherie gelassen hätte. Nur an sehr wenigen Zellen der eigentlichen Stachelzellen und der Basalzellenschichte schwindet das Endo-

plasma, soviel sich wenigstens nach in dieser Richtung nicht vollkommen überzeugenden Schnittpräparaten erkennen lässt, gänzlich und der Zellkern liegt dann direkt in der exoplasmatischen Substanz. Ganz sicher geschieht so etwas an den verhornenden Zellen der obersten Schichte, und die Zellen der Hornschichte, deren Grenzen sich meist an dünnen Schnitten leicht (sonst schwer!) erkennen lassen, bestehen nur aus verhorntem Exoplasma. Es scheint, als ob die Exoplasmabildung in unserem Falle nur eine Vorbereitung zur Verhornung wäre, und doch handelt es sich da um einen vollkommen davon unabhängigen Prozess. Am ehesten kann das Endoplasma in den Basalzellen erhalten bleiben, welche noch gewissermassen die primitivsten Elemente der Epidermis vorstellen.

Die Tonofibrillen (Protoplasmafasern), welche schon im früheren Stadium deutlich hervortraten und eine grosse Rolle spielten, sind jetzt natürlich noch massenhafter vorhanden und füllen dicht verlaufend alle die Exoplasmen der einzelnen Zellen. In den ungefähr cylindrischen oder keulenförmigen Basalzellen und in den darüber liegenden Zellen, deren Gestalt ebenfalls noch die ursprüngliche ist, verlaufen sie fast ausschliesslich in ihrer Längsrichtung, also senkrecht zu der Epidermisoberfläche, so, wie wir es bei allen niederen Typen beobachtet haben. Erst in den obersten Stachelzellenschichten und in der Hornschichte, wo sich die Zellen stark abflachen, müssen sie sich natürlich umordnen und verlaufen jetzt parallel mit der Epidermisoberfläche [1]).

Eine nähere Besprechung aller dieser Modifikationen der Exoplasmaschichte und deren Faserungen ist eigentlich überflüssig, da wir in dem vorliegenden Falle wieder dasselbe vor uns haben, was wir bereits früher in dem unter veränderten

[1]) Genauere Untersuchungen über die Anordnung der Fibrillen, die wohl viel komplizierter sein wird, habe ich nicht angestellt. Zu unseren Zwecken genügen vielleicht diese wenigen Angaben.

Existenzbedingungen stehenden Epidermisgewebe der Hornzähne von Petromyzon beobachtet haben. Es ist klar, dass sich in den Hornzähnen das ihnen zur Unterlage dienende Epidermisgewebe unbedingt verändern und fester werden muss, da der Zahn doch eine feste Unterlage, eine solche, an der er nicht von seiner Stelle verschoben werden könnte, braucht. Genau um dasselbe handelt es sich jetzt hier in der Epidermis; auch hier haben wir eine Verhornung, und zwar der ganzen Epidermisoberfläche vor uns, und auch hier muss dafür gesorgt werden, dass die Unterlage der Hornschichte fester wird als sie früher war, und dies wird eben durch die oben besprochene Veränderung der Epidermiszellen erzielt. Dass das Epithelgewebe in unserem Falle wirklich fester sein muss, geht aus folgender Betrachtung hervor: Eine weiche Epidermis ist überall nachgiebig und ein Druck, der an eine Stelle derselben wirkt, trifft nur eine verhältnismässig kleine Zellenzahl, die dazu noch ohne weiteres zur Seite ausweichen können. Bei einer Epidermis mit fester Oberfläche ist es anders; hier verteilt sich derselbe Druck immer auf eine grössere Gewebspartie und es gibt da kein Ausweichen für die Zellen, alle müssten unter dem Drucke leiden, wenn sie nicht fest genug wären, was eben nur durch Exoplasmazunahme und Bildung massenhafter Plasmafibrillen geschehen kann. Das Epidermisgewebe bekommt dadurch die Eigenschaften eines Binde- oder Stützgewebes, dem es, wenn man von den immer sich erhaltenden Intercellularlücken absieht, durchaus nicht unähnlich ist. Seine „Endoplasmazellen" entsprechen, wie ich es anderswo (1902, 1903) näher zu beweisen versuchte, den Bindegewebszellen, die Exoplasmen der Grundsubstanz und die Tonofibrillen den Bindegewebsfibrillen.

Das, was ich im vorangehenden angeführt habe, bezieht sich auf alle Arten der typischen Epidermiszellen und hat im allgemeinen auch für die Basalzellen seine Gültigkeit.

Auch diese besitzen in der Larvalzeit dünne Zellmembranen und bilden in der späteren Zeit mächtige Exoplasmakrusten. Höchst merkwürdig ist deshalb der Umstand, dass die Basalzellen der Anurenlarven ausser der Zellmembran, welche in anderen Fällen allein dem Schutze der Zelle dient, noch besondere und zwar intraendoplasmatische Fibrillenzüge besitzt, welche, abgesehen von einigen von mir nicht näher untersuchten Urodelen, kaum irgend anderswo ein Analogon haben; diesen wollen wir die folgenden Zeilen widmen.

Ich lasse zuerst einige Literaturangaben vorangehen und komme dann auf eigene Beobachtungen zurück.

In einer 1866 erschienenen Arbeit beschreibt Eberth aus den Basalzellen der Anurenlarven — er hat Bombinatorlarven untersucht — „eigentümliche Körper", die nach seiner Meinung aus „einer glänzenden, homogenen, colloidähnlichen, von Reagentien schwer angreifbaren, ziemlich festen Substanz" bestehen sollen. Er hielt sie für „ein Abscheidungsprodukt des Zellenprotoplasmas, das meist in der Umgebung des Kernes zuerst auftritt". Die Gestalt dieser Körper soll nach ihm spindelförmig, stabförmig, ringförmig oder ballenförmig sein. Bei erwachsenen Tieren findet er nichts Ähnliches. Die Bedeutung der rätselhaften Gebilde ist ihm vollkommen unbekannt, doch spricht er die Meinung aus, dass die betreffenden Zellen vielleicht mit den Fadenzellen des Myxine verwandt sein könnten.

Maurer (1895) erwähnt in seiner Monographie nur kurz diese „eigentümlichen" Gebilde und erwähnt, dass sie sich mehrfach teilen können.

Ein anderer, der solche Gebilde beschreibt, ist Th. Cohn (1894). Er findet sie an Eisenhämatoxylinpräparaten der Epidermis von Proteus, und zwar ebenfalls nur in Basalzellen. Er charakterisiert sie als „eigentümliche, schwarze, im allgemeinen senkrecht gegen die Epitheloberfläche gerichtete Fasern" und hält sie für rippenartige Verdickungen der Zellmembran,

also für etwas Ähnliches, wie seiner Meinung nach die Langerhansschen Netze der Leydigschen Zellen sein sollten. Auch bei Axolotl hat er etwas Ähnliches gefunden.

Kurz werden die Eberthschen Stränge in der Arbeit von Schuberg (1907[1]), S. 593) erwähnt; derselbe macht darauf aufmerksam, dass sie von Pfitzner (1882, Morph. Jahrb.) für Nervenendigungen gehalten wurden.

Ich selbst sah die intracellularen Fibrillenbündel bei allen von mir untersuchten Anurenlarven. Es handelt sich um dicke, an Eisenhämatoxylinpräparaten durch ihre dunkle Färbung besonders auffallend hervortretende Fibrillenzüge, die immer in gewisser Entfernung von der minimal dünnen Zellmembran im Innern des locker und zwar etwa reticulär gebauten Protoplasmas verlaufen und sich dabei immer auf den Bereich einer einzelnen Zelle beschränken. Mit ihrem einen Ende befestigen sich die Fibrillenbündel im Niveau der Basalfläche der Zelle an das Corium, sie umschreiben im Innern der Zelle eine Schlinge und endigen, mehr oder weniger deutlich (ob alle von ihnen, kann ich nicht entscheiden), wieder an der Basalfläche der Zelle. Fast immer kommen in einer Zelle mehrere solche Bündel, manchmal, wie es unsere Abbildungen (Taf. 11/12, Fig. 72) darstellen, sogar eine grosse Menge von solchen vor.

Bei Bombinator habe ich dicke, unten kegelförmig verbreiterte Fibrillenbündel, die sich im oberen Teile der Zelle einfach umbiegen, beobachtet; bei Hyla sind die Fibrillenmassen besonders an den Basalabschnitt der Zelle beschränkt, und in den oberen Teil, wo auch der Zellkern liegt, steigen nur verhältnismässig dünne, fadenförmig sich verzweigende Bündel, deren man da immer mehrere beobachten kann. Die schönsten Fibrillenbündel kommen, soviel ich beurteilen kann,

[1]) Untersuchungen über Zellverbindungen, 2. Teil. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 87.

in den Basalzellen von Pelobateslarven vor (Taf. 10/11, Fig. 69; Taf. 12/13, Fig. 71, 72). Es handelt sich hier um auffallend dicke Bündel, welche, ohne sich zu verdünnen, bis in den obersten Teil der Zelle reichen, so dass der Zellkern inmitten des auf diese Weise entstandenen Gerüstes zu liegen kommt. Die Fibrillenbündel, die immer sehr zahlreich vorhanden sind, spalten sich in dünnere Äste und verflechten sich auf mannigfaltige Weise, wobei sie ihre Selbständigkeit ziemlich zu wahren suchen. Die einzelnen Fibrillenbündel setzen sich — so wie bei den anderen Formen — mit kegelförmig verbreiterten Enden, in denen sich die Elementarfibrillen etwas voneinander entfernen, an die Basalfläche der Zellen an. In der dünnen Zellmembran — richtiger Pellicula — der Basalzellen kommen keine Fibrillen vor.

Die Rolle, welche diese doch so mächtigen Fibrillenbündel in den Basalzellen und der Epidermis überhaupt zu spielen haben, ist ziemlich rätselhaft. Es handelt sich sicher um Tonofibrillen, doch diese können nur zur Festigung der einzelnen Basalzellen, nicht dagegen des Epidermisgewebes als eines Ganzen dienen. Die Fibrillengerüste der einzelnen Zellen verbinden sich nämlich nirgends untereinander, sondern immer nur mit dem Corium. Ausserdem kann man nicht begreifen, wozu eine so dünne Epidermis — sie besteht ja oft nur aus zwei Zellschichten — so festes Stützgerüst brauchen sollte, oder wozu sie mittelst so fester Bündel mit dem Corium verbunden sein sollte; es genügen doch anderswo in viel dickeren Epithelien viel feinere Fibrillen zur Besorgung einer ähnlichen Aufgabe. Die einzige Erklärung, die nach meiner Ansicht annehmbar ist, ist diejenige, dass sie im gewissen Sinne das Corium, welches gerade bei diesen Tieren im larvalen Zustande minimal dick ist, auf irgend welche Weise in seiner Funktion stärken; wenigstens von denen, die man bei Pelobates findet, kann man das mit einer gewissen Berechtigung annehmen.

Wie bereits Eberth angibt und wie ich es ebenfalls finde, verschwinden diese Fibrillenbündel am Ende des larvalen Lebens, und die Basalzellen junger Frösche unterscheiden sich nicht im geringsten von denen anderer niederer Tiere. Es ist nicht anders möglich, als dass sie in das am Ende der Larvalzeit entstehende Exoplasma der Zelle aufgenommen werden, wo sie infolge teilweiser Maskierung weniger deutlich sind als früher im reinen Endoplasma. Ein Teil von ihnen löst sich jedenfalls auf und es entstehen neue Fibrillen in der gewöhnlichen Anordnung an der Stelle der alten Fibrillenbündel.

2. Die Deckplatte der Amphibienlarven.

Über die Deckplatte der Amphibienlarven handelt bereits eine umfangreiche Literatur, die ich bereits einmal (1898) zusammengestellt und besprochen habe. Es genügt vielleicht, wenn ich mich deshalb an dieser Stelle nur auf Anführen der wichtigsten Literaturangaben beschränke.

Die sog. „Cuticula" der Amphibienlarven hat zuerst Remak (1855) beobachtet, und der erste, von dem genauere Angaben über ihre Bauweise stammen, ist Eberth (1866). Bei Bombinator, dessen Larven Eberth als Untersuchungsobjekte dienten, fand dieser Autor „glänzende Stäbchen", welche eine senkrechte Streifung der Schichte bedingen. Von der Oberfläche gesehen, erscheint dieselbe fein punktiert. F. E. Schulze hat (1869) später Pelobateslarven untersucht und beschreibt die Deckplatte auf eine wesentlich andere Weise. Dieselbe soll nach ihm aus senkrecht auf der oberen Zellfläche stehenden, miteinander zusammenhängenden Lamellen bestehen. In den Lücken zwischen den Lamellen fand Schulze eigentümliche kugelige Körperchen, welche leicht ausfallen. Etwas Ähnliches hat früher schon Eberth erwähnt. Bei Salamandralarven fand später (1876) etwa dieselbe Struktur Leydig. Er erwähnt

„feinste Leistenbildung, die im Profil den gekerbten Saum gibt und nach der Fläche die zarten Linien". Leydig (1885) und F. E. Schulze (1888 und 1896) kommen später nochmals auf die Deckplatte zu sprechen und vervollständigen ihre alten Angaben. Besonders Schulze veröffentlichte später (1888) viel genauere Abbildungen der betreffenden Strukturen von den früher schon von ihm untersuchten Pelobateslarven, bei denen sie infolge der wirklich kolossalen Dimensionen der Lamellensysteme unvergleichbar deutlicher sind, als irgend anderswo bei Amphibien. Auch Cohn beschreibt (1894) die Deckplatte in einem ähnlichen Sinne, indem er von Protoplasmafäden spricht, die untereinander verbunden sind. Von anderen Autoren kann schliesslich noch Paulicki (1884) genannt werden, welcher bereits den Saum direkt für einen modifizierten Teil des Zellkörpers erklärt und seine Strukturen für Fortsätze der Protoplasmastrukturen hält. Auch Cohn hält den Saum für einen „metamorphosierten Teil der Zellen selbst".

Trotz dieser richtigen Angaben erklären auch später viele Autoren die Deckplatte einfach für eine poröse Cuticula, wobei die dunklen Striche den Porenkanälen entsprechen würden. Selbst Leydig hat einmal (1876) diese Deutung ausgesprochen; hauptsächlich wird sie von Pfitzner (1880) und von Maurer (1895) vertreten; aus der Monographie des letzteren ist sie in viele Lehrbücher übergegangen.

Wolff (1889) findet an der Oberfläche der Deckplatte eine wirkliche Cuticula und schlägt daher für die erstere den Namen „Pseudocuticula" vor.

Studnička (1897 b, 1898) stellt den gestreiften Saum, seine „Deckplatte", in eine Reihe mit dem der Petromyzonten, bei dem er einen alveolären Bau nachgewiesen hat. Die Befunde von F. E. Schulze werden von ihm erwähnt und besonders betont.

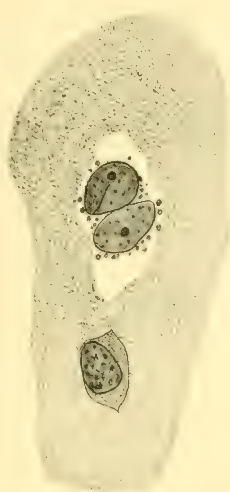


Fig. 102.



Fig. 104.

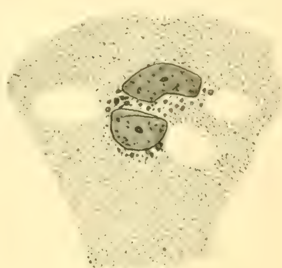


Fig. 103.



Fig. 106.



Fig. 101.

Fig. 100.

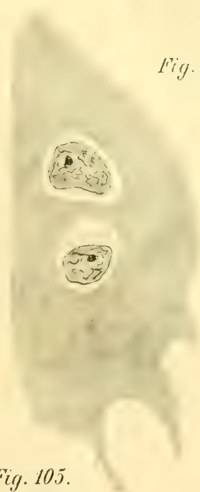


Fig. 105.

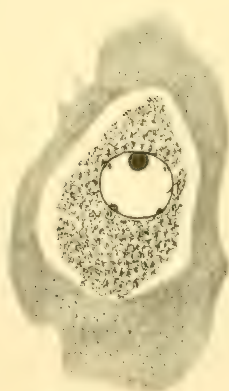


Fig. 107.

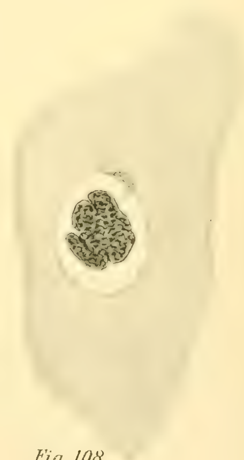


Fig. 108.

Studnička, del. Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden. Lichtdruck von C. G. Röder, G. m. b. H. Leipzig.

Von den neuesten Untersuchern sollen hier noch K. C. Schneider (1902) und Oskar Schultze (1906) genannt werden.

Nach Schneider sollen in dem „gestrichelten Grenzsaume" der Salamandralarven „die Fadenenden" (Tonofibrillen) „regelmässig aufsteigen, meist aber durch eingelagerte Pigmentkörnchen verdeckt werden. Die Fäden sind hier durch eine leicht färbbare Kittsubstanz zu Alveolenwandungen verbunden, welche auf flächenhaften Abschnitten der Zellen hexagonale Maschen bilden und, bei Mangel an Pigment, eine hellere Zwischensubstanz zeigen". Die Wolffsche Cuticula findet Schneider ebenfalls und bezeichnet sie als eine „Limitans".

Oskar Schultze bestätigt im vollen Umfange die alten Angaben von F. E. Schulze. Die „Aussencuticula", so bezeichnet er sie, besteht bei Anurenlarven aus grossen, in einer Reihe liegenden, nach oben frei sich öffnenden Maschen, welche (Pelobates) bei jungen Tieren grösser sind als bei alten. Die Saumstruktur erinnert nach ihm an die Bilder, welche die secreterfüllten distalen Teile der Becherzellen liefern. Im Innern der Räume fand er nach coagulierend wirkenden Reagentien rundliche, bereits von Eberth und F. E. Schulze beschriebene Klümpchen und glaubt, dass es sich hier um „ein im Plasmakörper der Grenzzellen ausgeschiedenes weiches Secret handelt, welches die Maschenräume des Leistennetzes des Cuticularsaumes im Leben vollständig ausfüllt und dessen äussere freie Oberfläche direkt vom umgebenden Wasser bespült wird". Die Wolffsche Cuticula findet er an seinen Objekten nicht und ist geneigt, seine Aussencuticula — unsere Deckplatte — als ein Analogon der Evertebratencuticula zu halten: „Der alveoläre Bau könnte bei weiterer Ausbildung durch Schwund der plasmatischen Alveolenwände und Verschmelzung der in den Alveolen gebildeten Secretmassen in

einen porösen übergehen. — — — Die Entwickelung zweifellos poröser Cuticulae würde hier Anschluss haben."

Es soll hier schliesslich die Angabe Pfitzners (1880), nach der die Deckplatte aus verhornter Substanz bestehen sollte, erwähnt werden. Soviel wir jetzt beurteilen können, kann hier von einer wirklichen Verhornung jedenfalls keine Rede sein, doch scheint aus den Verdauungsversuchen Pfitzners wenigstens soviel hervorzugehen, dass die Deckplatte bedeutend resistenter ist als der übrige Zellkörper.

Bekanntlich kommt eine Deckplatte nicht nur bei Amphibienlarven, welche wir im vorangehenden ausschliesslich im Sinne hatten, vor. Schon F. E. Schulze (1869) erwähnt ihr Vorhandensein bei Proteus, und sie kommt vielleicht allgemeiner in der Oberfläche der Perennibranchiaten-Epidermis vor.

Eigene Untersuchungen, die sich auf alle die oben genannten larvalen Formen beziehen, haben mir gezeigt, dass die Deckplatte überall auf dieselbe Weise gebaut ist und in ihrer Struktur mit derjenigen der niederen Vertebraten, wenigstens was das Prinzip des Baues betrifft, übereinstimmt. Natürlich lässt sich ihre Bauweise nicht überall gleich leicht erkennen. Bei den von mir untersuchten Urodelenlarven erkennt man an der Deckplatte auch bei Anwendung sehr starker Vergrösserung kaum mehr als eine senkrechte feine Strichelung und nur nach Flächenschnitten kann man schliessen, dass wir es da mit jenen Lamellen und Alveolen zu tun haben, welche wir anderswo gesehen haben. Bedeutend deutlicher ist der Bau der Deckplatte bei Kaulquappen. Vor allem verdient die seit F. E. Schulze (1869) bekannte Deckplatte der Pelobateslarven, in der die Lamellen der ohnehin grossen Deckzellen sehr weit voneinander stehen und zwischen sich kolossal grosse „Alveolen" (richtiger Gruben) einschliessen, einer Erwähnung. Am deutlichsten kann man hier beobachten, dass die Alveolen in der Amphibiendeckplatte genau so, wie wir es bei Amphioxus, bei Petro-

myzonembryonen und hie und da bei Fischen sahen, in einer einzigen Schichte liegen; bei anderen Kaulquappenarten kann man dies nicht so deutlich beobachten. Die Pelobateslarven sind auch deshalb wichtig, dass man sich bei ihnen viel deutlicher als anderswo davon überzeugen kann, dass sich die Alveolen — recte Vertiefungen der Deckplatte — oben frei nach aussen öffnen und nicht verschlossen sind[1]). Die oberen freien Ränder der Lamellen sind auch hier etwas verdickt und man kann an ihnen schon bei ganz jungen Larven die bekannte Färbbarkeit (Punktenreihen!) beobachten; später ist diese nicht so auffallend (Taf. 11/12, Fig. 71—73).

Unterhalb der Lamellen- resp. der Alveolenschicht befindet sich, wie anderswo, eine dünne, selten etwas dickere homogene Membran, an welcher man in seltenen Fällen (Triton) eine ganz feine Alveolarstruktur beobachten kann. Diese Membran setzt sich seitlich direkt in die Zellmembran der Deckzellen fort. Erwähnungswert ist es, dass in dieser membranartigen Exoplasmaschicht der Deckplatte bei Urodelenlarven, besonders bei Triton das meiste Pigment abgelagert ist. Bei ganz jungen Anurenlarven ist das Pigment in der Regel auch in den Lamellen vorhanden.

Ganz eigentümlich ist der Inhalt der grossen Alveolen der oberen Partie der Deckplatte, den bereits Eberth, hauptsächlich aber Schulze erwähnen, und den neuestens sehr ausführlich Oskar Schultze beschreibt (Taf. 11/12, Fig. 73). Ganz richtig erklärt Schulze die hier an Präparaten vorhandenen kugelartigen Gebilde für Coagulate einer Secretmasse, welche während des Lebens die Alveolen vollkommen füllte. Es handelt sich um analoges Verhalten, wie wir es oben bei Amphioxus verzeichnet haben, wo die Deckplatte in ihren Lücken ebenfalls Secretmassen enthielt. Dort konnte man direkt das Austreten dieser Secrete aus der Deckplatte beobachten,

[1]) Auch Oscar Schultze (1906) hat es so gefunden!

während hier so etwas nicht so leicht möglich ist, da ihre Oberfläche meistens nackt ist und die ausgetretenen Secrettropfen gleich abgestreift werden. Nur bei jungen Larven von Rana glaube ich einmal aus der Zelle austretende helle Secrettropfen gesehen zu haben. Ähnliche Secrete werden wohl auch anderswo vorhanden sein. Ich erwähne hier nur noch, dass bei Triton die Deckplatte mit Hämatoxylin färbbar ist und wahrscheinlich ebenfalls verschleimte Substanz enthält.

Die Deckplatte bedeckt nur die embryonale und die larvale Epidermis. Am Ende der larvalen Zeit werden bei den von mir untersuchten Formen die alten Deckzellen abgeworfen und die an ihre Stelle kommenden neuen Zellen erhalten schon eine andere Gestalt, und verhornen und bilden den dünnen cuticulaartigen Überzug der Haut des reifen Tieres. Möglicherweise verhornen hie und da, wie man nach einigen Zeichen schliessen könnte, noch die Cuticularzellen, werden jedoch bald durch neue ersetzt.

3. Die Wolff'sche Cuticula.

Eine ähnliche „Cuticularschicht", wie bei niederen Formen wurde von Wolff (1889) auch bei Anurenlarven gefunden. Ich finde sie bereits bei Embryonen (vergl. oben), und konnte auch sonst seine Angaben bestätigen (1897 b), doch vermisse ich sie, ähnlich wie O. Schultze (1906), bei älteren Kaulquappen. K. C. Schneider erwähnt sie (1902) als eine „Limitans externa" der Epidermis. Sie hat somit bei Amphibien eine nur ganz geringe Bedeutung.

4. Basalstrukturen-Basalmembran.

(Textfigur 5.)

Pfitzner (1880) findet bei Salamandra zwischen den Basalzellen und dem Corium Zellbrücken, welche bei jüngeren Tieren stärker entwickelt sein sollen. Paulicki (1885) stellt

sich den Zusammenhang der Basalzellen mit dem Corium anders vor; er findet bei erwachsenen Axolotl „lange fingerförmige, in die Cutis hineinragende Fortsätze" an Basalzellen. Ähnliche Angaben findet man bei Maurer (1895): „Die tiefste Zellenlage sitzt mit vielen feinen faserartigen Fortsätzen auf dem unterliegenden Corium". In der Monographie des Frosches von Gaupp (1903) wird die Sache ähnlich dargestellt und



Fig. 5.
Mit Corium verzahnte Basalzellen von Salamandra maculata, erwachsenes Exemplar. Apochr. 1. 5. Oc. 12.

abgebildet. Mit allen diesen Angaben kontrastieren auffallend die zahlreichen Abbildungen Schubergs, der in seiner grossen Arbeit über Zellverbindungen (1903, 1907) der Basalzellen von Amblystoma die Basalzellen (abgesehen von den Ursprungsstellen der Zellverbindungen) immer mit einer glatten unteren Oberfläche und dem Corium direkt aufsitzend zeichnet.

Bei meinen eigenen Untersuchungen konnte ich mich davon überzeugen, dass die embryonale und larvale Epidermis unten immer mit vollkommen glatter Oberfläche dem Corium auf-

liegt und dass sich an den Basalzellen unten keine besondere Strukturen etwa in der Gestalt der oben mehrmals erwähnten Basalstäbchen nachweisen lassen. Bei ganz jungen Fröschen (Rana, Bufo) sehe ich zuerst, dass die Corium-Epidermisgrenze etwas uneben ist, und bei erwachsenen Tieren (Rana, Salamandra, besonders der letzteren) finde ich, dass sich die oberste Coriumschicht in feine Falten legt, welche in entsprechende Vertiefungen der Basalzellen einragen. Die Basalzellen sehen unten wie ausgefranst aus. Die Falten, um welche es sich da handelt, sind ungleich breit und lang und treten an Präparaten, die mit Rücksicht auf das Bindegewebe gefärbt wurden, z. B. nach van Gieson (resp. Hansen), besonders deutlich auf (vergl. Textfig. 5).

Besondere Basalstrukturen finde ich auch hier nicht, doch verbinden sich (Salamandra) hie und da die Tonofibrillen unten in den Zellen bündelweise und endigen zwischen den Coriumfalten.

Am Corium kann man, besonders bei jungen Fröschen, oben eine ganz dünne, nur durch stärkere Färbbarkeit sich verratende Basalmembran beobachten, welche alle Faltungen der oberen Fläche mitmacht; sie hat hier keine besondere Bedeutung (vergl. auch Schuberg 1903, S. 223).

Die von Schuberg bei Amblystoma neuestens so genau beschriebenen Intercellularverbindungen zwischen Epithel- und Bindegewebszellen habe ich bei Triton- und Salamandralarven sehr oft beobachtet.

Die Veränderung, welche bei Amphibien beim Übergang aus dem Wasser- zu dem Landleben an der Epidermis-Coriumgrenze geschieht[1]), hat eine besondere Wichtigkeit. Der bisherige Modus der Epidermis-Coriumverbindung bestand darin, dass sich die Basalzellen entweder einfach mit breiten Basal-

---

[1]) Ich kann von ihr allerdings nicht sagen, ob sie eine allgemeine ist, oder ob sie sich nur auf einige Körperteile bezieht.

flächen an eine besondere Basalmembran (die Oberfläche des Corium) ansetzten, oder, und dies bedeutete eine höhere Stufe, dass die Verbindung durch besondere, in kleinen Vertiefungen der Basalmembran steckende „Basalstäbchen" besorgt wurde. Jetzt, in unserem Falle, faltet sich die Coriumoberfläche in feine Falten und zwischen diesen wird das Plasma der Basalzellen wie eingeklemmt. Letztere, und mit ihnen die ganze Epidermis, werden jetzt wahrscheinlich zusammen mit dem Corium noch fester verbunden als es bisher möglich war. Die Basalmembran verliert dabei ihre ursprüngliche Wichtigkeit und präsentiert sich von jetzt an, wie wir oben sagten, als eine ganz unbedeutende Schicht. Man findet solche Verzahnung der Gewebe bei allen höheren Vertebratengruppen, und besonders deutlich, wie wir anderswo zeigen werden, bei Säugetieren.

Vor kurzer Zeit wurde diese Epidermis-Coriumverbindung bei zahlreichen Reptilienarten von Krauss (1905) untersucht.

Krauss findet in frühen Entwickelungsstadien eine scharfe Epithelbindegewebsgrenze, die durch eine Membran bezeichnet ist. Später schwindet diese Membran und beide Gewebe verschmelzen miteinander. Es bildet sich eine netzartig angeordnete protoplasmatische Zwischenschicht an der Epidermisbindegewebsgrenze, in der sich basal collagene Fibrillen zu differenzieren anfangen. Noch später erscheint wieder eine scharfe Grenze und entsteht eine „vollständige collagene Abgrenzung der Epidermis von der Cutis". Trotz dieser Grenze befindet sich der „Ursprung der collagenen Bindegewebsfasern" bereits zwischen oder innerhalb der basalen Epidermiszellen. So erklärt er also die von uns als „Verzahnung" aufgefassten bekannten Bilder. Es soll sich da in der Tat „um die Bildung des Collagens in der Protoplasmamasse" der Basalzellen handeln. Krauss findet z. B. bei Lacerta „ein ausserordentlich feines, korbartiges Netz von Bindegewebsfibrillen" im Protoplasma der

unteren Hälfte der basalen Epidermiszellen. Die Protoplasmafasern der Zellen gehen in diese collagene Bindegewebsfasern direkt über, und zwar handelt es sich um kontinuierlichen Zusammenhang und nicht etwa um einen blossen Kontakt der beiden Faserarten.

Die Resultate, zu denen Krauss kommt, sind, wie man sieht, sehr abweichend von allem, was wir in dieser Arbeit betreffs der Basalzellen angegeben haben und es ist kaum anders möglich, als dass seine Deutungen des richtig Gesehenen nicht ganz zutreffend sind. Ich will nicht bestreiten, dass der Zusammenhang zwischen Epidermis und Corium in der Embryonalzeit ein viel innigerer ist, als man sich das gewöhnlich vorstellt, doch die von ihm beschriebene reticulär gebaute plasmatische Zwischenschicht wird wohl nichts anderes sein, als das embryonale Bindegewebe des Coriums selbst, welches mit den Basalzellen scheinbar direkt zusammenhängt. Jedenfalls ist in ihm viel Plasma (Endoplasma) enthalten, und dieses hängt natürlich mit dem Zellplasma der Basalzellen, wie es ja aus den Arbeiten von Schuberg bekannt ist, zusammen. Abgesehen von diesen Plasmaverbindungen wird wohl auch bei Reptilien die Epidermis-Coriumgrenze so scharf sein wie überall anderswo. Krauss lässt sie zuerst nur von einer glatten Membran gebildet sein und erst später sollen sich im basalen Teile Bindegewebsfibrillen bilden, wodurch nach ihm der Eindruck einer Verzahnung bedingt wäre. Was dies betrifft, so halte ich die Deutung von Krauss für unannehmbar. Die Bindegewebsfasern entstehen sicher nicht im Zellplasma der Basalzellen, sondern die Grenze wird sicher auch bei Reptilien genau so gefaltet, wie wir es bei Amphibien gesehen und an verschiedenen Entwickelungsstadien verfolgt haben. Bei Amphibien handelt es sich um breite Bindegewebszacken und möglicherweise sind solche bei Reptilien, wie aus den zahlreichen Abbildungen von Krauss hervorgeht, feiner und

scheinen im Zellkörper drinnen zu liegen. Die Entwickelung des Collagens inmitten der Epithelzellen halte ich für unmöglich. Was schliesslich den von Krauss hervorgehobenen besonderen Umstand betrifft, dass die Protoplasmafasern eine direkte Fortsetzung der collagenen Fibrillen des Coriums bilden — dasselbe wurde schon früher von Kromayer an der Froschhaut beobachtet — so halte ich so etwas für ziemlich selbstverständlich. Beide Fibrillenarten vervollständigen sich in ihren Wirkungen; die Bindegewebsfasern festigen das Corium, die Protoplasmafasern dagegen das Epidermisgewebe und man kann somit von ihnen nicht erwarten, dass sie in grossen Abständen voneinander endigen werden. Der von Krauss beschriebene angeblich kontinuierliche Zusammenhang kann, wie wir sehen, nur den Wert eines Kontaktes haben. Die Verzahnung der Epidermis ist andererseits wenigstens zum Teil auch von einer Änderung der Bauweise des Coriums abhängig. Dieses enthält hier in seiner oberen Partie zahlreiche senkrecht aufsteigende Fasern, während bei Cyclostomen und Fischen — von Selachiern abgesehen — die Oberfläche fast nur aus horizontalen bestand, zwischen denen nur in grossen Abständen voneinander die spärlichen Fasern der anderen Art endigten.

VII. Mammalia.

Bei den Amnioten verändert sich die Epidermis weiter in der bei Amphibien angedeuteten Richtung und besonders die Hornschicht erlangt hier eine noch grössere Bedeutung und übertrifft, wie bekannt, die Ersatzschichten bedeutend an ihrer Dicke. Deckzellen im eigentlichen Sinne des Wortes, d. h. Zellen mit Deckplatten, kommen weder bei Sauropsiden noch bei Säugetieren, und zwar nicht einmal am Anfang der Embryonalentwickelung der Epidermis vor.

Ich selbst habe von Amnioten ausser einem ziemlich reich-

lichen Säugetiermateriale noch einige Reptilien, welche oben namentlich genannt wurden, untersucht, doch beschränke ich mich im folgenden Abschnitte ausschliesslich auf die Besprechung der Säugetierepidermis und gewisser Abkömmlinge derselben. Sie hat für uns deshalb eine grosse Bedeutung, da sie uns den höchsten Typus einer verhornenden Epidermis vorstellt.

Das Material, welches ich bei folgenden Untersuchungen benützt habe, bestand teils aus jüngeren Entwickelungsstadien (hauptsächlich wurden solche von Bos taurus, Sus scropha [1]), Cavia cobaya, Felis, Homo untersucht), teils aus älteren fetalen Stadien (so wurden besonders die Haut der Extremitäten und die Hufanlagen von Equus und Bos untersucht), und schliesslich habe ich die fertige Haut erwachsener Säugetiere (Felis, Cavia), darunter auch diejenige des Menschen [2]) untersucht.

Die Literatur der Säugetierepidermis ist bekanntlich ungemein gross und es ist mir nicht so leicht möglich, hier eine zusammenfassende Darstellung der früheren Angaben folgen zu lassen, wie ich es in den vorangehenden Kapiteln getan habe. Man kann eine solche leicht anderswo finden. Nur gelegentlich werde ich auf die Literatur eingehen.

A. Die ersten Entwickelungsstadien. (Das Epitrichium.)

Auch bei Säugetieren ist das allererste Entwickelungsstadium der Epidermis einschichtig. Ich habe es z. B. bei 17 mm langen Embryonen von Bos untersucht und dabei Bilder gesehen, welche genau den Abbildungen entsprechen, wie sie

[1]) Ich habe dieses Material durch die freundliche Vermittelung des Herrn Bezirkstierarztes V. Beránek erhalten.

[2]) Das Material stammte von einer Operation und wurde frisch mit verschiedenen Flüssigkeiten fixiert. Es handelte sich um die Haut der unteren Extremität hauptsächlich der Finger derselben. Ich verdanke dasselbe der Freundlichkeit des Herrn Primararzt Dr. J. Elgart in Brünn.

z. B. von Brunn (1897) von der embryonalen Epidermis des Menschen geliefert wurden. Es handelt sich um eine einfache Schichte von cubischen oder kurz cylindrischen Zellen, welche von dünnen Grenzschichten oder Pelliculen begrenzt dicht nebeneinander liegen. Ob sie schon hier mittelst Zellbrücken miteinander zusammenhängen, konnte ich nicht direkt entscheiden, doch ist es kaum anders möglich. Eine Deckplatte befindet sich, wie wir bereits sagten, auf der freien Fläche der Zellen nicht und die letztere wird nur von einer höchstens etwas dickeren Zellmembran (Pellicula) bedeckt.

Im zweiten Entwickelungsstadium hat sich durch ungleiche Zellteilung der ursprünglichen Elemente eine zweite obere Zellschichte ausgebildet. Man kann da wirklich von „neuen“ Zellen sprechen, denn sie unterscheiden sich durch ihre Form, später auch durch andere Eigenschaften bedeutend von den „alten“, welche die ursprüngliche Form und Lage auch jetzt nach der ersten Teilung behalten haben und, wie wir zeigen werden, auch später beibehalten werden. Die neue obere Zellschichte besteht aus abgeflachten, immer jedoch ziemlich hohen Zellen. Spätere Zellteilungen liefern jetzt lauter solche Zellen und die Epidermis wird dadurch mehrschichtig.

Dasjenige, worauf wir soeben aufmerksam gemacht haben, ist aus den bisherigen Arbeiten genügend bekannt, aber ich wiederhole es hier nur deshalb, damit ich auf folgenden Umstand aufmerksam machen könne: Die Zellschichtenbildung, die man in der Epidermis der Säugetiere und jedenfalls auch bei Sauropsiden beobachten kann, unterscheidet sich in einem wichtigen Punkte von derjenigen der niederen Vertebraten, der Anamnier. Bei Petromyzon z. B., bei dem wir oben die betreffenden Verhältnisse am genauesten verfolgt haben, scheint es, als ob die obersten Zellen, die Deckzellen, durch wiederholte Zellteilungen neue Elemente liefern würden. Die Zellen des „Amphioxusstadium“ sind hier mit einer Deckplatte versehen

und man kann sich deshalb sehr leicht davon überzeugen, dass sie während der Entwickelung immer an ihrer Stelle, d. i. an der Epidermisoberfläche, verbleiben. Die ersten Basalzellen stammen direkt von ihnen und auch später geschehen alle Zellteilungen in der Epidermis unterhalb der Deckzellen. Erst beim Ammocoetes, nachdem die ersten Deckzellen abgeworfen wurden und Ersatzzellen an ihre Stelle kommen, verändert sich die Sachlage, und von jetzt an haben wir auch hier eine Epidermis mit fortwährend sich erneuernder Oberfläche vor uns. Bei Säugetieren sind es, wie wir zeigten, vom Anfang an die Basalzellen, welche durch ihre Eigenschaften leicht erkennbar, fortwährend an ihrer Stelle verbleiben; alle Zellteilungen geschehen oberhalb von ihnen (und an ihnen!) und die Epidermisoberfläche wird, wie bekannt, von sehr frühen Entwickelungsstadien angefangen, erneuert. Eine fixe Epidermisoberfläche gibt es hier nicht.

B. Die ersten Differenzierungen der Zellen.

Die Unterschiede zwischen den Basalzellen und den später entstandenen beziehen sich nicht nur auf die gerade hervorgehobenen Umstände allein. Sobald die Epidermis etwas dicker geworden ist, kann man bereits auch gewisse Strukturunterschiede beobachten.

Die Basalzellen sind rein plasmatisch, und zwar bestehen sie aus ziemlich dichtem, mit allen Plasmafarbstoffen intensiv färbbarem Protoplasma, welches aussen keine deutliche Begrenzung zeigt. Möglicherweise ist die Pellicula, die wir da früher deutlich gesehen haben, beim Dichterwerden des gesamten Protoplasmas undeutlich geworden. An günstigen Stellen sieht man, dass die Zellen mittelst Zellbrücken zusammenhängen, doch sehr oft liegen sie so dicht aneinander, dass es scheint, als ob es sich da um ein Syncytium handeln würde,

oder als ob die Zellgrenzen durch einfache Linien (Scheidewände) bezeichnet wären. Auf die erstere Weise wird es wirklich auch von Retterer (1897), auf die letztere von Ide (1888) geschildert und abgebildet.

Schon die direkt oberhalb der Basalzellen liegenden, destomehr die weiteren Epidermiszellen der jungen Malpighischen Schichte unterscheiden sich auffallend von den Basalzellen. Sie sind vielmals grösser und besitzen sehr deutliche, mit den Plasmafarbstoffen sich färbende primäre Pelliculen, welche sehr innig untereinander zusammenhängen. Die Pelliculen sind ganz sicher kontinuierlich und strukturlos, sie enthalten kein Netz an der Oberfläche, mit dem die Zellbrücken zusammenhängen würden und stellen auch selbst kein solches Netz vor, wie es Ide (1888) seinerzeit angenommen hat. Die netzartigen Zeichnungen, die man an den Zellgrenzen überall mit der grössten Deutlichkeit beobachten kann, sind dadurch bedingt, dass die mit der Zellmembran zusammenhängenden „Zellbrücken" nicht fadenförmig, sondern lamellenartig sind, wie es übrigens unlängst von Foa (1900) sehr genau beschrieben wurde. Die intercellularen Lamellensysteme lassen sich bei starker Vergrösserung sehr deutlich beobachten und es kann von ihrem Vorhandensein nicht der geringste Zweifel sein (Fig. 76). Aus den Untersuchungen von F. E. Schulze (1896) ist es bekannt, dass die Lamellen bei niederen Vertebraten (Amphibien) eigentlich Grenzen von Alveolen sind, die sich in einer ursprünglich einheitlichen intercellularen Scheidewand entwickeln. Durch Zerreissen der Lamellen entstehen später wirkliche Zellbrücken [1]). Genau dasselbe gilt auch für Säugetiere. Diese Frage, sowie jene, inwiefern man die Zellbrücken

[1]) Dasselbe habe ich auch im Chordagewebe beobachtet, und lieferte seinerzeit (1903) Abbildungen der einzelnen Stadien dieses Prozesses (Taf. 39/40, Fig. 22–24 l. c.).

der fertigen Gewebe von denen der embryonalen ableiten darf, wurde bereits oben besprochen.

Das eigentliche Plasma dieser Epidermiszellen (junge fetale Epidermis) ist auffallend locker gebaut. Die sehr grossen, wie aufgeblasenen Zellen sehen sehr klar und wie leer aus [1]); dies ist durch Anhäufung von Flüssigkeit und vielleicht auch anderer Stoffe, auf welche wir hier nicht eingehen können, in ihrem Innern bedingt. Von den Strukturen sieht man immer nur ein ganz lockeres Morphoplasmanetz, in dessen Innerem, mit ihm innig zusammenhängend, der Zellkern liegt (Epidermis und das Epithel des Palatum durum!). Nur selten ist das Morpho(Spongio-)plasma etwas reichlicher vorhanden und man kann sich in solchem Falle ganz deutlich davon überzeugen, dass es spongiös und hie und da reticulär gebaut ist. Die reticuläre Struktur wurde von Ide (1889), einem Schüler von Carnoy, sehr genau beschrieben, und zwar wurde von ihm auf dieselbe ein sehr grosser Nachdruck gelegt. Ausser ihm beschreibt sie z. B. Retterer (1897), der in den Zellen ein „Spongioplasma“ und ein flüssiges „Hyaloplasma“ unterscheidet (vergl. unsere Taf. 11/12, Fig. 74, 75).

Die soeben erwähnte Struktur ist überall deutlich bemerkbar und sie ist, bei Vertebraten wenigstens, eine der deutlichsten ihrer Art. Selbstverständlich handelt es sich da um keine primitive Protoplasmastruktur, wie es Ide und Carnoy annehmen würden, sondern um eine Struktur, welche vielleicht aus einer ehemaligen primitiveren Struktur, einer Alveolarstruktur, wahrscheinlich durch Vergrösserung der Alveolen und durch Zerreissen der Lamellen entstanden ist. Die Ansammlung von Flüssigkeit und von metaplasmatischen Materialen spielt bei dieser Umbildung der Struktur jedenfalls die Hauptrolle. Eine

[1]) Ide (1888) sagt, dass die Zellen „paraissent à peu près vides; le noyau . . . est rejeté assez généralement vers la surface de épithélium.“ Ich selbst finde es etwas anders.

Funktionsstruktur ist es noch nicht; eine solche soll sich, wie wir gleich sehen werden, aus ihr ausbilden.

Die Anordnung des Morphoplasmas — diesen Namen können wir behalten — weist zuerst keine bestimmte Orientierung auf (vergl. Taf. 11/12, Fig. 75). Sehr bald ändert sich dies und die Struktur orientiert sich, wie es auch Ide (l. c.) erwähnt, senkrecht zu der Epidermisoberfläche. Dieses Stadium wird uns im folgenden Abschnitte näher beschäftigen.

Schon in sehr frühen Entwickelungsstadien findet man an den obersten Zellen der Epidermis, welche, nebenbei gesagt stark abgeflacht sind und als eine zusammenhängende Schichte das übrige bedecken, gewisse Veränderungen. Das bisher so auffallend locker gebaute Plasma verdichtet sich hier, die Zellen schrumpfen etwas und so wird eine embryonale Vorstufe der Hornschicht gebildet. Diese Schichte wurde ursprünglich (Welcker 1869) mit dem Namen „Epitrichium" genannt; jene der Säugetierepidermis wurde am genauesten von Bowen (1889, Homo) beschrieben. Schon in der Fetalzeit wird die oberflächliche Schichte abgeschuppt und an ihre Stelle tritt die wirkliche Hornschicht, welche durch Umwandlung von Zellen einer zweiten Generation, die natürlich wieder von den Malpighischen und Basalzellen abstammen, entsteht.

C. Die weitere Entwickelung der Zellen.

(Taf. 11/12, Fig. 79, 80.)

Die weiteren Stufen der Differenzierung der Protoplasmastruktur kann man teils noch an denselben Zellen beobachten, welche uns oben beschäftigt haben, teils eignet sich dazu die Epidermis älterer 2—3 dm langer Feten (Bos, Sus) oder das Epithel des Palatum durum derselben und schliesslich, und dies besonders die Anlagen der Hufe, an deren Oberfläche sich die Epitrichialschicht in besonderer Breite erhält und in der auch

die in der Zone der wirklichen Verhornung liegenden Epidermiszellen sehr primitives Verhalten zeigen.

Nachdem sich, wie wir oben zeigten, die Morphoplasmareticula in bestimmter oder in bestimmten, den Druckverhältnissen entsprechenden Richtungen orientiert haben, bilden sich jetzt aus ihnen im Innern der Zellen festere morphoplasmatische Balken und aus ihnen, oder in ihnen, bestimmt lässt es sich nicht entscheiden, scharf umgrenzte, durch ihre etwas bedeutendere Dicke, ihre Dichtigkeit (Lichtbrechungsvermögen) und etwas auffallenderes Färbungsvermögen vom gewöhnlichen Morphoplasmareticulum ziemlich abstechende Tonofibrillen, welche ganz sicher den sog. „Protoplasmafasern" der späteren Zellgenerationen entsprechen. Anfangs lassen sich diese Fasern von gewöhnlichen Trabekeln des Morphoplasmas schwer unterscheiden, später jedoch unterscheiden sie sich von ihnen, abgesehen von den oben abgegebenen Kennzeichen, auch durch ihre glatten Konturen und dadurch, dass sie nirgends miteinander anastomosierend durch den ganzen Zellkörper verlaufen und sich in die benachbarten Zellen verfolgen lassen. Die Tonofibrillen haben an Präparaten meistens einen gewellten Verlauf und so erkennt man sie deutlich nur an etwas dickeren Schnitten. Ide (1889), der bei seinen Untersuchungen, wie er selbst hervorhebt, nur minimal dünne Schnitte benützt hat, konnte sie aus diesem Grunde nicht gut sehen und bestreitet ihre Existenz. Er spricht nur von einer reticulären Struktur mit bestimmt orientierter Anordnung. Umgekehrt erwähnt Retterer (1897, S. 471) nur die Fibrillenbildung und kennt nicht die ihr vorangehende und, wie wir gleich zeigen werden, auch später sich erhaltende ursprünglichere Protoplasmastruktur (vergleiche auch Branca, 1907).

Die Tonofibrillen entstehen auf die angedeutete Weise in den einzelnen Zellen und es ist eigentlich selbstverständlich, dass jene der an einander grenzenden Zellen miteinander korre-

spondieren müssen, so dass man vom Anfang an (schon in ganz jungen Zellen) den Eindruck hat, als ob sich die Fibrillen kontinuierlich durch ganze Zellenreihen und durch die ganze Dicke der Epidermis ziehen würden, und es ist auch etwas daran. Auch die Substanz der bisher homogenen Pelliculen (die sich seitdem in wirkliche Zellmembranen umgewandelt haben) differenziert sich an den Kontaktstellen, dasselbe gilt von den Zellbrücken, und so sehen wir — manchmal ganz deutlich — vollkommen kontinuierliche Protoplasmafasern. Meistens lässt sich jedenfalls an den hier in Betracht kommenden Zellen die Kontinuität nicht direkt nachweisen (so Branca l. c.!) und ist erst an späteren Zellengenerationen angehörenden Elementen ganz deutlich. Ide macht in seiner Arbeit gerade auf den Umstand aufmerksam, dass die Fibrillen bei ihrem kontinuierlichen Verlaufe durch das Gewebe die Zellmembranen durchbrechen müssten und will darin einen sehr gewichtigen Beweis gegen die Annahme von solchen erblicken.

In jungen Epidermiszellen (und Epitrichialzellen?) sind die Tonofibrillen und ihre Vorstufen manchmal sehr spärlich vorhanden und verlaufen manchmal wie inmitten eines leeren Raumes, in dem sich keine weitere Struktur nachweisen lässt. Die ganze Zelle ist hier von einem flüssigen Inhalte ausgefüllt und erinnert somit manchmal sogar an eine Chordazelle. In älteren Zellen (Fetus von Bos von der Länge ungefähr 4 dm) verlaufen die Fibrillen in einem schön differenzierten Reticulum, das sich daneben erhalten hat, und stellenweise lassen sich sogar Fibrillenbündel beobachten. In solchen Zellen kann man also die Protoplasmastruktur von den verschiedenen Tonofibrillen ganz genau unterscheiden, und dasselbe gilt dann auch von den späteren Zellengenerationen, besonders auch von den Zellen der definitiven Malpighischen Schichte[1]).

---

[1]) Besonders Herxheimer (1899) macht auf diese Protoplasmastruktur aufmerksam.

Auch jetzt ist in den fetalen Zellen das Plasma eigentlich sehr weich und so ist die Rolle der Fibrillen ganz erklärlich. Das einzige, was ausser ihnen dem Zellkörper eine gewisse Festigkeit gibt, ist die Zellmembran, welche sich da aus der ehemaligen dünnen Pellicula ausgebildet hat.

Die verschiedenen Schicksale der Pelliculen resp. Zellmembranen kann man am bequemsten an den Hufanlagen von Equus und Bos verfolgen, und zwar muss man in diesen Fällen auch die Zellen des Stratum granulosum berücksichtigen, welche hier durch gewisse Eigenschaften, Grösse, lockere Morphoplasmastruktur, Zellmembranen an die Elemente der vorangehenden Zellengenerationen erinnern. Genau so, wie an den Epitrichialzellen, kann man auch hier mit der grössten Deutlichkeit beobachten, dass sich die Pelliculen an der Fibrillenbildung nicht beteiligen, die Fibrillen entstehen immer im Inneren des Zellplasmas und nur ausnahmsweise fand ich Zellen (Fig. 78 Taf. 11/12), in denen die Fibrillen hauptsächlich an der Zelloberfläche angesammelt waren, so dass es schien, als ob ihre Bildung von der Oberfläche ausgehen würde. Die Zellmembranen sind in dem anfangs hervorgehobenen Falle bedeutend dicker, als in gewöhnlichen jungen Epidermiszellen, enthalten jedoch, soviel ich entscheiden kann, auch jetzt keine eigenen Fibrillenzüge, es sind in ihnen nur solche vorhanden, welche sich da als Fortsetzung derjenigen des Zellplasmas ausgebildet haben. Auch solche stark verdickte Zellmembranen hängen noch immer mittelst zahlreicher Zellbrücken zusammen, nur sind hier die Intercellularlücken (Stratum gran. der Hufanlage) bedeutend enger und werden beim Verhornungsprozesse durch besondere aus der Zelle ausgeschiedene Stoffe ganz ausgefüllt (!). Da ich hier auf den Verhornungsprozess nicht eingehen will, erwähne ich einfach diese Tatsache. Anderswo bleiben, wie aus den Angaben der Autoren hervorgeht, die Intercellulärlücken auch dabei durchgängig. Renaut hat (1897) an demselben Objekte

etwas Ähnliches wie ich beobachtet und erwähnt da eine „substance cimentaire“.

Die Epidermiszellen, die wir oben zuletzt bei dem Dickerwerden ihrer Membranen verlassen haben — die darauf folgenden Angaben betreffend das Verschmelzen derselben bezogen sich auf ältere Entwickelungsstadien und nur auf einen bestimmten Fall — verändern sich gleichzeitig noch in einer anderen Richtung. Sowohl in der Epidermis wie auch, und dies besonders, in der Hufanlage von Bos und Equus konnte ich folgende Beobachtungen machen: Das reticulär resp. spongiös gebaute Morphoplasma der Zelle, welches man an den Präparaten fast ausschliesslich zu sehen bekommt (da das Hyaloplasma wohl flüssig ist), sondert sich in zwei Zonen, eine äussere und eine innere, welche letztere den Zellkern in sich einschliesst. Dadurch haben wir an der Stelle des bisherigen Protoplasmas auf einmal ein Exoplasma mit einem Endoplasmahofe im Inneren (Taf. 11/12, Fig. 79, 80) vor uns.

Die Sonderung der beiden Plasmaarten lässt sich in den grossen Zellen der Hufanlage bedeutend leichter beobachten, als irgend anderswo, und zwar deshalb, da hier (Stratum granulosum!) die Protoplasmastrukturen überaus grob und leicht übersichtlich sind. Jedenfalls gehören die Zellen, um die es sich da handelt, einer anderen Generation an als diejenigen, mit denen wir uns oben beschäftigt haben, aber wir haben nicht die geringste Ursache anzunehmen, dass sich die Zellen nach einem anderen Typus differenzieren würden als diejenigen der früheren oder der folgenden Generationen.

Die Differenzierung geschieht einfach dadurch, dass sich rings um den Zellkern herum, in einer nicht zu grossen Entfernung von ihm (Taf. 11/12 Fig. 80), eine scharfe Grenze bildet, wodurch das Plasma in zwei Partien zerfällt. Die Grenze, welche, soviel es sich beurteilen lässt, plötzlich erscheint, bildet sich natürlich nicht anders, als durch eine lokale Verdichtung des

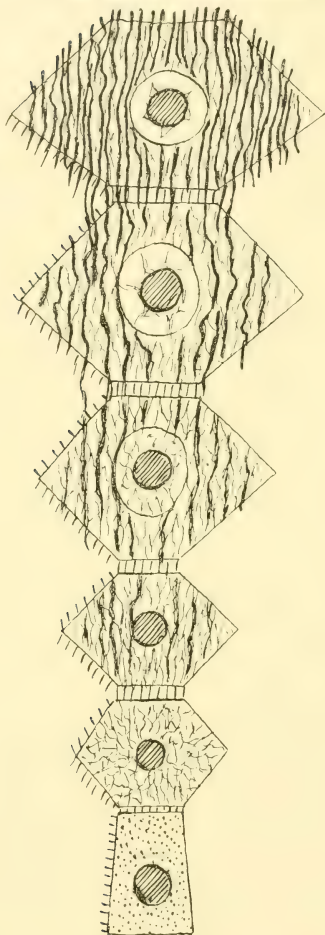


Fig. 6.
Die Entwickelung der Säugetierepidermis. Schematisch dargestellt.

Protoplasmareticulums, und zwar entsteht auf diese Weise wohl zuerst eine intraprotoplasmatische durchlöcherte (reticulär ge-

baute?) Membran. Sogleich nach dem Erscheinen der Grenze kann man beobachten, dass das Plasma, welches den inneren abgerundeten Hof einnimmt, etwas anders gebaut ist als das periphere Plasma, das Exoplasma. Das erstere besteht jetzt auf einmal (früher war es jedenfalls nur nicht bemerkbar?) aus feineren, dünneren, etwas lockerer liegenden Morphoplasmatrabekeln, welche, und dies ist das Auffallendste, keine Tonofibrillen führen. Der ganze Reichtum an Tonofibrillen ist dem Exoplasma zugefallen, und dieser Umstand erlaubt uns zu denken, dass sich das Endoplasma an der Kernperipherie eigentlich neugebildet hat und sich erst nachträglich durch eine scharfe Grenze vom übrigen alten Plasma, welches dadurch zum Exoplasma wird, abgrenzt (vergl. die Textfig. 6).

Ist einmal diese Sonderung in zwei Plasmaarten auf die von uns soeben angegebene Weise durchgeführt, entfernen sich beide noch auffallender voneinander. Das Exoplasma baut zahlreiche neue Tonofibrillen[1]) und wird bedeutend fester als es früher war und vorbereitet sich so allmählich zum Verhornungsprozesse. Das Endoplasma, das meistens von Anfang an auf einen ganz engen Hof in der Kernumgebung beschränkt ist, wird noch lockerer. Seine Trabekeln werden wie eingezogen, und schliesslich, und zwar recht bald, wird der für das Endoplasma bestimmte Raum inmitten der Zelle fast leer. Vom ehemaligen Morphoplasmagerüste erhalten sich da nur einzelne Fäden, welche den Zellkern wie in seiner Lage halten. Es bereitet sich so der definitive Zustand vor, den wir später unten besonders zu schildern gedenken.

Die Differenzierung der beiden Plasmaarten, die wir soeben auf Grundlage eigener Untersuchungen beschrieben haben, wurde zuerst von Renaut, dem Urheber des Exoplasmabegriffes, beobachtet. Man findet in seinem Artikel über das

---

[1]) Wohl auch durch Spaltung der bereits vorhandenen.

Epithelgewebe (1886), in der Beschreibung der Entwickelungsgeschichte der Malpighischen Schichte des Hufes von einem „foetus de veau“ folgenden Passus: „La constitution reste la même dans les deux rangées de cellules épitheliales se succédant au-dessus de la première, puis brusquement, chaque cellule de Malpighi prend une forme globuleuse. Le noyau nucléolé paraît entouré d'une zone relativement claire, arrondie ou ovalaire, zone endoplastique, limitée par une ecorce ou zone exoplastique que le picrocarminate d'ammoniaque et l'éosine teignent en rouge. J'applique, on le voit à ces deux zones les termes adoptés par Haeckel ....“[1]. In seinem ausführlichen „Traité d'histologie“ gibt er keine nähere Nachrichten, die sich auf den ersten Ursprung der beiden Plasmaarten beziehen würden, doch ist es vollkommen klar, dass sich seine kurze Bemerkung nur auf das von uns Beobachtete beziehen kann.

Viel deutlichere Nachrichten und sogar auch Abbildungen, die sich auf unseren Prozess beziehen, findet man bei Ide (1889), doch wird gerade von diesem Autor auf die Zweischichtigkeit des Protoplasmas nicht der geringste Nachdruck gelegt. Die Tatsache wird da eigentlich nur so nebenbei erwähnt.

Ide erwähnt (l. c. S. 331) zuerst die Grenze zwischen den beiden Plasmaarten: „Nous voulons parler d'une membrane plus au moins parfaitement constituée, qui circonscrit autour du noyau une zone assez considérable de protoplasma.“ „En coupe optique cette membrane a le même aspect, que la membrane nucléaire ordinaire. Vue de face elle se montre finement reticulé.“ Diese Membran kann nach Ide manchmal fehlen. Was das Endoplasma betrifft, so charakterisiert es Ide auf folgende Weise: „Le protoplasme contenu dans cette enveloppe interne est généralement plus clair, que dans le reste de la cellule. On y distingue toujours un réticulum à mailles polygonales, limitées par de fortes trabécules.“

[1]) L. c. S. 282. Vgl. auch Renauts Mitteilung aus dem Jahre 1887.

Retterer findet (1897) an demselben Objekte („épithélium fétal de sabot de cheval“) nur eine „espace périnucléaire, rempli par de l'hyaloplasma qui paraît depourvue de réticulum“, aber es lässt sich nicht bezweifeln, dass auch er wenigstens ähnliche Bilder, wie wir sie oben beschrieben, gesehen hat.

Die Exoplasmabildung, von der im vorhergehenden gesprochen wurde, ist sehr eigentümlich und unterscheidet sich auffallend von derjenigen, wie wir sie bei niederen Vertebraten kennen gelernt haben und welche allein in meinen schematischen Abbildungen — Anat. Anzeiger, Bd. XXII, 1903 (c) — zur Berücksichtigung kam. Anderswo legt sich das Exoplasma als eine Zellmembran oder eine Kruste an der Zelloberfläche an, und die Tonofibrillen werden vom Anfang an ausschliesslich in seinem Bereiche gebildet. Auch hier in der Säugetierepidermis besteht vom Anfang an eine exoplasmatische dünne Zellmembran, aber die Fibrillenbildung geschieht trotzdem im Inneren des Endoplasmas, dessen breite periphere Zone schliesslich in neues Exoplasma umgewandelt wird. Streng genommen kann man da eigentlich nicht einmal von „Exoplasmabildung“, in dem Sinne, wie es bei den niederen Formen möglich war, sprechen, beide Plasmaarten erscheinen gleichzeitig, werden gleichzeitig voneinander gesondert und es scheint sogar, wie ich im folgenden zeigen werde, dass es das Endoplasma ist, welches hier inmitten des alten bisher eigentlich indifferenten Protoplasmas neu gebildet wird.

Ich stelle mir den ganzen Vorgang, um den es sich hier handelt, etwa auf folgende Weise vor: Das von Anfang an locker gebaute Protoplasma der Epidermiszelle verdichtet sich, sein Morphoplasma baut in seinen Trabekeln zahlreiche Tonofibrillen, diese vermehren sich durch Teilung usw. Durch alles dies entfernt sich das Plasma von seinem ehemaligen Zustande und noch mehr von dem primitiven Zustande, in dem wir es in den Basalzellen gefunden haben. Die Modifikation

des Protoplasmas, die natürlich immer innerhalb der primären Zellmembran geschieht, kann nur bis zu einem bestimmten Grade fortschreiten. Sobald sich das Plasma zu stark von seinem primitiven Zustande entfernt, muss wahrscheinlich ein Teil des Protoplasmas in den ursprünglichen oder diesem sehr nahen Zustand zurückkehren oder es muss da auf eine andere Weise frisches Protoplasma gebildet werden, welches den Zellkern und somit die Zelle, welche sich jetzt ganz anderen Aufgaben widmet, vorteilhafter auf Leben erhalten und vielleicht noch andere Aufgaben besorgen könnte. Wie sich dieses innere Plasma — unser Endoplasma — bildet, ob es sich in das Zelleninnere nur von allen Seiten zusammenzieht, oder ob es hier sogar unter Mitwirkung des Zellkerns neugebildet wird, lässt sich nicht erkennen. Wir können es meistens nur dann beobachten, nachdem sich die oben erwähnte Grenze zwischen ihm und dem künftigen Endoplasma ausgebildet hat. Eine solche kann übrigens auch fehlen, so dass dann beide Plasmaarten allmählich ineinander übergehen.

Interessant ist jedenfalls, und dies lässt sich mit der oben ausgesprochenen Hypothese nicht ohne weiters in Übereinstimmung bringen, dass das Endoplasma in manchen Fällen vollkommen fehlen kann. Die verhornenden Zellen verlieren z. B. mit der Zeit vollkommen ihr Endoplasma und es liegt dann der Zellkern, soviel sich wenigstens entscheiden lässt, direkt im Exoplasma, und doch sterben solche Zellen zuerst noch nicht. Auch das Exoplasma muss daher fähig sein, den Lebensbedingungen der Zelle zu entsprechen und selbst zu assimilieren; jedenfalls ist aber das Endoplasma, welchem keine anderen Aufgaben zukommen, dazu viel geeigneter. Ich erinnere hier daran, dass ich mich schon oben einmal, und zwar beim Besprechen der Hornzähne der Petromyzonten (S. 44) mit dieser Frage beschäftigt habe. Gerade damals haben wir die Gelegenheit gehabt, Zellen kennen zu lernen, deren gesamtes

Plasma, also bis an den Zellkern heran, exoplasmatischer Natur war (vergl. Taf. 5/6 Fig. 36). In der Säugetierepidermis findet man ebenfalls ähnliche Zellen, und zwar in der unteren Partie der Malpighischen Schichte; hier handelt es sich in ihnen im Gegenteil um junge Zellen, welche wahrscheinlich, nachdem sie einmal an die Oberfläche kommen, in ihrem Inneren auf eine der oben angedeuteten Weise noch ein Endoplasma bauen werden.

Nicht ohne jedes Interesse ist der Umstand, dass das Exoplasma in den Zellen mit differenziertem Plasma auch später, nachdem es einmal entstanden ist, durch Apposition vom inneren Rande zunehmen kann. An den von mir untersuchten fetalen Hufanlagen fand ich z. B. in der Stachelzellenschichte öfters Zellen, in denen am inneren Rande der Exoplasmaschichte, also an der Oberfläche der oben erwähnten Scheidewand, die Trabekeln und Lamellen des Morphoplasmas in mehreren parallelen, verschieden sich miteinander verbindenden Schichten angeordnet waren. Es machte dies vollkommen den Eindruck, als ob hier das Exoplasma durch Bildung neuer Trabekeln und natürlich auch des dazu gehörenden Hyaloplasmas zugenommen hätte, aber trotzdem könnte man da immer noch einwenden, dass die betreffende Anordnung nur die natürliche Folge einer geringen Schrumpfung der innersten Zone des Exoplasmas ist. Viel eindeutiger sind daher jene Fälle, in denen ich an der Oberfläche des Endoplasmas eine besondere vom Exoplasma etwas abgezogene, feste, meist sogar homogene Schichte beobachtet habe, in welcher es sich sicher um nichts anderes als um eine neu zugekommene Exoplasmaschichte handeln konnte, welche das Endoplasma selbständig an seiner Oberfläche gebildet hat. Meistens war sie mit dem übrigen Exoplasma durch aus derselben Substanz bestehende Trabekeln und Lamellen verbunden. Manchmal hat es sich um eine den Zellkern und eine ganz minimale Endoplasmaschichte ganz eng

umschliessende Membran gehandelt. Etwas Ähnliches, wie soeben hier, habe ich bereits oben einmal beschrieben und zwar handelte es sich damals um eine abnorme Deckzelle von Petromyzon, welche innerhalb der Zellmembran eine besondere exoplasmatische innere Membran ausgebildet hat (Taf. 3/4 Fig. 28). Ebenfalls gehören hierher Fälle, welche ich in einer meiner Arbeiten (1903, b) erwähne und von denen ich einen daselbst (Taf. XLI—XLII Fig. 34 l. c.) abbilde. Damals handelte es sich um ganz eigentümliche Chordazellen aus der Nähe des Chordastranges von Belone acus. Diese Zellen bilden in einigen Fällen sogar mehrere innere voneinander unabhängige Exoplasmahüllen, welche untereinander mittelst zellbrückenähnlicher Verbindungen im Zusammenhange standen. Einfache Schichtenbildungen, die ebenfalls für eine appositionelle Zunahme des Exoplasmas sprechen, habe ich in zahlreichen Fällen an Chordazellen gefunden und in der zuletzt citierten Arbeit genauer beschrieben.

Soviel von der Differenzierung der beiden Plasmaarten in fetalen Epidermiszellen der Haut und der Hufanlagen. Später verlauft, und dies kann man schon in den unteren Partien der Malpighischen Schichte der Hufanlagen beobachten, dieser Prozess sehr schnell und so findet man bereits in den unmittelbar oberhalb der Basalzellen liegenden Elementen enge Endoplasmahöfe an der Kernperipherie, deren Genese sich hier jedenfalls nicht ermitteln lässt (vergl. Taf. 11/12 Fig. 77).

D. Die fertige Epidermis der Säugetiere.

1. Stachelzellen.

(Tafel 11/12, Figur 81.)

Die Stachelzellen, welche man in der Epidermis der erwachsenen Säugetiere findet, sind selbstverständlich nicht dieselben wie jene, mit deren Morphologie wir uns oben beschäftigt

haben. Die Hornschichte der Epidermis wird vom Anfang an an ihrer Oberfläche abgeschuppt, und so sind jetzt an die Stelle der alten längst ganz neue gekommen. Die einzigen Zellen, die sich an ihrer Stelle fortwährend erhalten und durch Teilungen immer das Verlorene ersetzen, sind die Basalzellen, mit denen wir uns unten gesondert beschäftigen werden. Obzwar es sich da also um ganz andere Zellengenerationen handelt, haben wir nicht die geringste Veranlassung daran zu zweifeln, dass betreffend der späteren Zellen etwas Ähnliches gilt, was wir von den jungen angeführt haben. Unterschiede, die es da selbstverständlich gibt, sind sicher nicht prinzipieller Natur; wir haben hier dieselben Bestandteile der Zellen vor uns wie früher. Es gilt dies hauptsächlich vom Exoplasma und Endoplasma; was die Tonofibrillen betrifft, so sind hier jetzt solche im Unterschied zu der fetalen Epidermis bereits in den Basalzellen enthalten. Abgesehen davon, besteht der Unterschied, wenn ich mich nicht irre, hauptsächlich darin, dass hier die Bildungsprozesse schnell durchlaufen, so dass wir schon in der ersten, höchstens zweiten Schichte der Stachelzellen vollkommen fertige Zellen finden. Schon in der fetalen Epidermis, welche oben von Epitrichialzellen bedeckt ist, kann man dies sehen (Taf. 11/12 Fig. 77).

Die allgemeine Bauweise der Stachelzellen der Säugetierepidermis ist aus zahlreichen Arbeiten, ich erwähne hier z. B. diejenigen von Max Schultze, Bizzozero, Ranvier, Renaut, Ramon y Cajal, aus der neueren Zeit jene von Hans Rabl (1897), Kromayer (1892), Unna (1903 u. a.), Weidenreich (1900) und Schridde (1906) bekannt. Die meisten Angaben beziehen sich auf die Verhältnisse in der Epidermis des Menschen.

Die Stachelzellen der fertigen Epidermis haben immer ein festes homogenes Protoplasma, in welchem sich überall reichliche Tonofibrillen („Protoplasmafasern“) befinden. Manchmal

sind die Tonofibrillen in der peripheren Partie der Zelle etwas reichlicher vorhanden als gegen das Centrum der Zelle zu, doch niemals finde ich in der Epidermis eine besondere Fibrillenschichte, welche nur die Zelloberfläche bedecken würde, wie es von Benecke (1895) und Schütz (1896) angegeben wurde. Die Tonofibrillen sind an Eisenhämatoxylinpräparaten meistens vollkommen gut sichtbar (Taf. 11/12, Fig. 81).

Das eigentliche Exoplasma ist, wie ich eben sagte, homogen. Schridde (1906) bezeichnet infolgedessen die Epidermiszellen einfach als „homogene Protoplasmamassen mit centralem Kerne" und doch kann man in ihnen ausser den Plasmafasern hie und da Andeutungen einer Struktur finden, welche wahrscheinlich der spongiösen resp. reticulären der fetalen Epidermiszellen entspricht. Eine Zellmembran an der Oberfläche der Zelle, welche Ramon y Cajal (1886) gesehen zu haben glaubte, oder eine dicke glasartige Wand, welche neuestens Unna (1903) beschreibt[1]), ist ganz sicher nicht vorhanden. Es lässt sich auch keine besondere etwa faserfreie periphere Schichte nachweisen. Das Exoplasma hat überall und zwar bis zur Oberfläche denselben Bau. Hierin besteht, wie wir sehen, ein Unterschied zwischen den fetalen Epidermiszellen, welche eine deutliche Zellmembran besassen, und denjenigen der fertigen Epidermis. Da die Basalzellen, wie wir noch sehen werden, eine Zellmembran besitzen, muss sie gleich in der nächsten Zellgeneration, vielleicht durch Verschmelzung mit dem übrigen Exoplasma, verschwinden.

Ein Endoplasma ist nicht in allen Zellen vorhanden und ist überhaupt in den Epidermiszellen der fertigen Haut sehr schwer nachweisbar. In der Regel kann man an der Peripherie der Zellkerne nur leere Räume sehen, so dass es scheint, als ob

---

[1]) Unna meinte, dass die Zellen aussen von homogenen Hüllen umgeben sind, welche sich im Niveau der Zwischenkörperchen (Dermatoplasten) berühren sollten. Intercellularlücken würden da demnach überhaupt nicht existieren.

der Zellkern innerhalb des Zellplasmas einfach geschrumpft wäre und um sich herum einen leeren Raum, eine „Kernhöhle“ (Unna 1903), gebildet hätte. Solche Bilder erwähnt zuerst Ranvier in seiner Histologie (Deutsche Ausg. 1888, S. 228), und ähnliche Angaben und Abbildungen findet man in einer ganzen Reihe von neueren Arbeiten. Ich erwähne hier die Arbeiten von Weidenreich (1900 Taf. VII), Kromayer (1892), Rabl (1897, Taf. XX, Fig. 32, 33), Rawitz (1899, Taf. V, Fig. 4), Unna (1903), Schridde (1906) usw., weiter die Abbildung in dem Lehrbuche von Rauber-Kopsch (1906, Abt. I, Fig. 84). Nur von Renaut (1886, 1897) wird der Sachverhalt anders gedeutet. Nach ihm soll im Inneren des scheinbar leeren Raumes auch in der fertigen Epidermis ein Endoplasma vorhanden sein (vergl. z. B. 1897, S. 214). Über das Aussehen dieses Endoplasmas findet man bei Renaut keine näheren Angaben; auf seinen Abbildungen wird es durch feine Punktierung dargestellt, als ob es den für ihn bestimmten Raum vollkommen füllen würde.

Nach eigenen Untersuchungen, bei welchen mit den meisten üblichen Methoden fixierte und verschieden gefärbte Objekte benützt wurden, fand ich meistens nur eine leere Lücke zwischen dem Umfange des Zellkerns und dem übrigen Plasma, so dass es wirklich schien, als ob es sich da einfach um ein durch Schrumpfung bedingtes Artefakt handeln würde. Erst bei sehr aufmerksamer Untersuchung verschiedener Objekte und bei der Benützung starker Objektive fand ich in vielen Fällen an der Kernoberfläche eine dünne plasmatische, schwach sich färbende Hülle und konnte weiter feine von dieser nach verschiedenen Seiten ausgehende und mit Exoplasma sich verbindende Fortsätze beobachten. Einigemal waren diese inneren Plasmapartien ziemlich gross und sehr auffallend. Aus diesen Befunden muss ich schliessen, dass das Endoplasma in einer recht spärlichen Menge vorhanden ist, dass es sich nur auf die Nähe des Zell-

kerns beschränkt, so dass zwischen ihm und dem Exoplasma wirklich eine durch Flüssigkeit gefüllte Lücke existiert [1]). Offenbar bekommen wir an unseren Präparaten das Endoplasma in stark geschrumpftem Zustande zur Ansicht. Im Leben sieht es jedenfalls so aus, wie dasjenige der spinnenförmigen Endoplasmazellen, welche ich vor Jahren (1903, b) aus dem Chordagewebe einiger Fische beschrieben habe, oder ist vollkommen dünnflüssig.

Aus vorangehendem ersieht man, dass ein Endoplasma wirklich vorhanden sein kann, obzwar es in anderen Fällen ebenso sicher fehlt, wobei sich dann die Zellen so verhalten, wie die oben erwähnten Epidermiszellen der Zahnanlagen von Petromyzon. Die Hauptmasse der Epidermiszellen ist in jedem Falle exoplasmatischer Natur (vergl. meine Abh. 1898, S. 9).

Ausser dem positiven Befunde des Endoplasmas, der eigentlich mit den Befunden an fetalen Epidermiszellen in vollem Einklange steht, muss man noch folgendes erwägen: Der Zellkern steht überall, in allen möglichen Zellarten in einem ganz innigen Zusammenhange mit dem Zellplasma, was wohl durch die Rolle, welche er in der Zelle zu spielen hat, zu erklären ist. Nur in diesem einen Falle würde also, falls die Deutung der Mehrzahl der Autoren richtig wäre, eine Ausnahme vorliegen. Es müsste sich da also um Zellkerne handeln, welche sich bei Schrumpfungen auffallend leicht vom Zellplasma abtrennen. Abgesehen davon muss man noch folgenden Umstand erwägen: Die Lücken zwischen dem Zellkern und dem Exoplasma sind manchmal bedeutend gross, und so wäre es schwer vorstellbar, dass sie ihre Entstehung einfachen Schrumpfungen verdanken, solche müssten ja kolossal sein, und doch kann man dabei weder am Plasmakörper der Zelle, in dem die Tono-

[1]) Man kann dies am ehesten mit dem bekannten Verhalten der blasigen Chordazellen vergleichen. (Vergl. meine Abh. im Anat. Anz. Bd. 34, 1909. S. 90. — Bemerk. bei der Korrektur!)

fibrillen (Protoplasmafasern) ganz regelmässig verlaufen (vergl. Taf. 11/12 Fig. 79!), noch — und dies noch weniger am Zellkerne selbst, welcher denen der anderen Gewebe vollkommen gleicht, keine so auffallenden Zeichen einer Schrumpfung beobachten. Eine Schrumpfung müsste z. B. am ehesten am inneren Rande des Zellplasmas deutliche Spuren hinterlassen, und dies kann man hier niemals beobachten, da eben die Lücken präformiert sind. Schliesslich müsste man bei verschiedenen Fixierungen [1]) verschiedene Schrumpfungen erzielen und wieder andere Bilder an schlecht erhaltenen oder abgestorbenen Zellen sehen. Alles dies stimmt nicht mit der Voraussetzung, dass es sich da um Artefakte handeln könnte, die Lücken sehen vielmehr an allen Präparaten vollkommen gleich.

Alles in allem zusammenfassend, sehen wir, dass die „harten" Epidermiszellen der Säugetiere, und dasselbe gilt wohl für dieselben der Vögel und der Reptilien, welche in vorliegender Arbeit nicht besonders berücksichtigt werden, hauptsächlich (manchmal ausschliesslich) aus Exoplasma bestehen, und sich somit bedeutend von den grösstenteils endoplasmatischen „weichen" Zellen aller anderen Gewebe bedeutend unterscheiden. Das so gebaute Epidermisgewebe ist mit Rücksicht darauf und mit Rücksicht auf die massenhaft vorhandenen Tonofibrillen verschiedenen Bindegewebsarten bedeutend näher verwandt als dem gewöhnlichen „weichzelligen" Epithelgewebe, z. B. dem der meisten Schleimhäute. Abgesehen von Renaut hat noch ein anderer Autor auf diese Eigentümlichkeit des betreffenden Epidermisgewebes hingewiesen. Es ist dies Beneke (1895), der die faserhaltige Masse der Epidermiszellen

---

[1]) Fixiert wurde z. B. mit Formol, Sublimat-Eisessig, Alkohol, Acid. nitric. Liq. Perenyi, Liq. Zenkeri, Liq. Flemmingi usw. Eingebettet wurden die Objekte teils in Paraffin, teils in Celloidin, um auch die eventuellen Schrumpfungen, die bei der Paraffineinbettung entstehen könnten, zu kontrollieren.

für eine Art von cuticularer Hülle hielt. Seine Deutung wurde bald darauf (Rabl, 1897) als „durchaus den Tatsachen widersprechend“ abgewiesen.

2. Basalzellen.

Im Unterschied zu denen der niederen Vertebraten verbleiben die Basalzellen zeitlebens in einem deutlich indifferenten Zustande, was wohl mit der grösseren Rolle, welche sie hier zu spielen haben, zusammenhängt. Bei Fischen (Selachiern z. B.) findet man Mitosen in allen unteren Stachelzellenschichten, so dass hier den Basalzellen beim Wachstum des Gewebes keine so grosse Verantwortlichkeit zukommt. Bei Säugetieren teilen sich in der fertigen Epidermis de norma fast nur die Basalzellen. Das Plasma der anderen Zellen scheint hier schon allzu specialisiert und nicht so teilungsfähig zu sein.

Die Basalzellen bestehen in der fertigen Epidermis aus einer einzigen Plasmaart, welche weder dem Exoplasma noch, und dies noch weniger, dem Endoplasma der darüber liegenden Zellen gleicht. Es handelt sich um dichtes, stark färbbares, etwa feinkörniges, in der Tat wohl auch spongiös oder vielleicht alveolär gebautes Plasma, welches an der Oberfläche von keiner Zellmembran umgeben ist. Die Zellen liegen voneinander getrennt nebeneinander und hängen mittelst Zellbrücken zusammen.

Im Inneren der Basalzellen verlaufen zahlreiche Tonofibrillen und zwar, soviel ich erkennen kann, bis zu ihrem basalen Rande. Schridde (1906) gibt an, dass er an genau senkrecht zu der Hautoberfläche orientierten Schnitten die Fasern „erst in einem höheren Zellabschnitte beginnen“ sah, sie sollen daher nicht nach unten, wo sie doch beim Verbinden mit dem Corium am meisten behilflich sein würden, reichen.

Die sog. Herxheimerschen Spiralen (Herxheimer, 1889) sind jedenfalls als Bündel von Tonofibrillen, ähnlich, wie

ich sie bei Amphibien gesehen habe, zu deuten, und ihre Spiralform mag nur ein Artefakt sein (vergl. z. B. Herxheimer (1889), Kromayer (1897), Rabl (1897), Weidenreich (1900) und Kreibich (1901)).

Besondere Basalstrukturen kommen in den Zellen ganz sicher nicht vor, und was die Art und Weise, wie sie sich mit dem Corium verbinden, betrifft, so handelt es sich da wieder um die bereits oben (Amphibien) beschriebene Verzahnung (vergl. S. 143). Die Basalzellen sind unten ganz deutlich ausgefranst und breitere und engere Coriumfortsätze dringen zwischen ihre Ausläufer ein. Selbstverständlich hat sich dieser Zustand auch hier erst später entwickelt. Die ganz junge fetale Epidermis wird unten noch von einer glatten Linie begrenzt, und in älteren Entwickelungsstadien finde ich nur niedrige breite Zähne an der Coriumoberfläche. Dies letztere finde ich z. B. bei einem achtmonatlichen menschlichen Fetus [1]).

Eine Basalmembran lässt sich in den meisten Fällen, wenn auch manchmal nicht ganz leicht, beobachten. Sie ist ganz dünn und hat wohl auch hier dieselbe Bedeutung wie in allen früheren Fällen. Robin und Retterer (1885) haben in ihr z. B. Zellkerne (wohl Zellen!) gefunden, was für die Richtigkeit dieser Deutung sprechen würde. Ihre bedeutende Resistenzfähigkeit gegen Reagentien erwähnen dieselben Autoren, und so wird es sich auch hier wohl um eine chemisch umgewandelte oberflächlichste Bindegewebsschichte des Coriums handeln [2]).

---

[1]) Die Literatur über die Verzahnung der Epidermis würde z. B. von Retterer (1904, S. 522 ff.) und neuestens von Krauss (1905, p. 319 ff.) zusammengestellt. Kromayer (1899) konnte die Neubildung der Verzahnung bei der Regeneration der Epidermis beobachten.

[2]) Die Literatur der Basalmembran — diese wurde bekanntlich 1845 von Bowman unter dem Namen „Basementmembrane“ beschrieben — kann man in den eben erwähnten Arbeiten von Retterer und Krauss nachsehen.

Von einem Übergang der Bindegewebsfasern in den Bereich der Epidermis — Schütz (1892) glaubte elastische Fasern des Coriums bis in höhere Zellschichten verfolgen zu können — kann wohl hier, ebensowenig wie in allen vorangehenden Fällen, die Rede sein.

3. Verhorntes Epidermisgewebe.

Wie wir es bereits oben betont haben, besteht die Verhornung aus zwei verschiedenen Prozessen, dem Verdichten des Exoplasmas, auf welches letztere sie sich ja ausschliesslich bezieht und in Ablagerung bestimmter Stoffe in der Substanz desselben. Sie ähnelt also, wie wir daraus sehen, auffallend der Grundsubstanzbildung, bei der man beide diese Prozesse und dazu noch die Fibrillenbildung, welche hier vorangeht, beobachten kann.

Die Zellen selbst verwandeln sich bei der Epidermisverhornung, soweit sie nicht zu weit fortgeschritten ist, eigentlich nicht zu bedeutend. Ihre Plasmafaserung und ihre Zellbrücken erhalten sich, wie es Rabl (1897, 1897 c) zeigen konnte, sowohl im Stratum granulosum, wie auch in den unteren Schichten der verhornten Zellen, und aus den unbestimmt klingenden Angaben einiger Autoren scheint soviel hervorzugehen, dass da auch andere Strukturen, welche der Haut angehören, erhalten bleiben. Die verhornte Zelle ist anfangs durchaus nicht tot, wie es Merk (1900) gegen Weidenreich (1900) hervorhebt; erst später stirbt sie ab. Sie kann durch verschiedene Einwirkungen, durch Verbrennung z. B., ganz deutlich abgetötet werden. Auch die Lücken nach Endoplasma erhalten sich in verhornten Zellen.

Die Verhornung beginnt bekanntlich an der Zelloberfläche; die membranartige Schichte, welche die Mehrzahl der Autoren an der Oberfläche der verhornten Zellen gefunden haben

(Unna [1883], Zander [1888]) hat mit einer wirklichen Zellmembran ganz sicher nichts zu tun.

Besondere Cuticularbildungen bei Teleostiern.

Aus eigener Anschauung kenne ich nur zwei Cuticularbildungen besonderer Art, welche sich mit den im vorangehenden beschriebenen (Deckplatte und Wolffsche Cuticula) auf keine Weise direkt gleichstellen lassen und die deshalb eine gesonderte Besprechung verdienen. Es handelt sich da um die Cuticularbildungen des Saugnapfes von Lepadogaster und um diejenigen der Flammenzellen von Hippocampus, in welchen beiden wir jedenfalls nicht identische, sondern recht verschiedene Bildungen sui generis vor uns haben. Es lässt sich denken, dass uns weitere vergleichend histologische Untersuchungen in der diesbezüglich bisher sehr wenig durchforschten Teleostiergruppe noch mit anderen solchen Cuticularbildungen, die kaum die einzigen ihrer Art sind, bekannt machen werden.

I. Die Cuticularplatten des Saugnapfes von Lepadogaster.

(Textfigur 7, Taf. 13/14, Fig. 83, 84.)

Die Cuticularplatten von Lepadogaster hat zuerst Guitel in seiner Monographie dieses Fisches (1888) beschrieben und durch eine Reihe von Abbildungen erläutert. In einer meiner Arbeiten (1906) habe ich unlängst auf diese interessanten Bildungen von neuem aufmerksam gemacht und habe die Guitel-

sche Beschreibung durch einige an Eisenhämatoxylinpräparaten gemachte Beobachtungen teilweise vervollständigt.

Allem Anscheine nach hat man in diesen Cuticularplatten wirkliche Cuticulargebilde vor sich, welche ungemein an jene der Evertebraten erinnern und in der Vertebratenreihe kaum

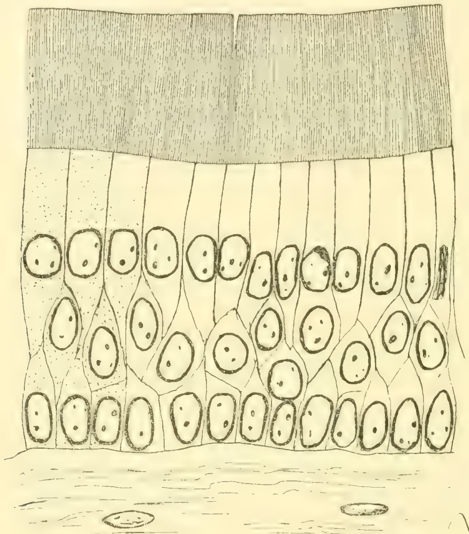


Fig. 7.
Epidermis und Cuticularplatte aus dem Saugnapfe von Lepadogaster.

anderswo ein direktes Analogon haben [1]). Wie andere Cuticularbildungen liegen auch sie ausserhalb des Epithels, welches ihnen auf irgendwelche Weise Ursprung gegeben hat. Die Schlussleisten des Epithels, welche immer seine äussere Grenze bezeichnen, liegen also in diesem Falle unterhalb von ihnen.

[1]) Am ehesten könnte man sie mit den Kutikulen der Ependymmembranen vergleichen, welche ebenfalls schon ausserhalb der Zellbereiche liegen. (Vergl. meine Abh. in dieser Zeitschr. Bd. 15. S. 367. 1900.)

Wie es Guitel ausführlicher beschreibt und abbildet, handelt es sich da um polygonale, an den Ecken abgerundete Platten von verschiedener Grösse, welche, dicht aneinanderliegend, die untere Fläche der miteinander verwachsenen und zu einem Saugnapfe umgewandelten Brustflossen bedecken. Sie dienen einerseits dazu, die Oberfläche des Saugnapfes fester zu machen, und dann verleihen sie ihr, was gewiss in Anbetracht ihrer Funktion nicht unwichtig ist, eine gewisse Rauhigkeit. In der Mitte des Saugnapfes sind die Platten am dicksten und verdünnen sich am Rande desselben bedeutend.

Was die feinere Struktur dieser Cuticularschichten betrifft[1]), so sieht man schon bei schwacher Vergrösserung an den Querschnitten eine ganz feine senkrechte Streifung, welche jedoch, wie uns davon wieder Horizontalschnitte belehren, durchaus nicht der Ausdruck einer Zusammensetzung der ganzen Schichte aus dichtliegenden Stäbchen ist, sondern den Seitenansichten von Lamellen entspricht. Von der Fläche aus sieht man an der Cuticularschichte ein ganz deutliches Pleurosigmabild und kann sich davon überzeugen, dass die von den Lamellen eingeschlossenen Räume eine etwa prismatische Gestalt haben. Das regelmässig gebaute Lamellenwerk, das man hier beobachten kann, erinnert, wenn man schon von der bedeutenden Dicke der ganzen Schicht absieht, ungemein an das der Deckplatte; doch kann man da, auch dann, wenn man die stärksten Vergrösserungen zu Hilfe nimmt, nirgends secundäre Scheidewände und Alveolenreihen, wie wir sie z. B. bei Petromyzon in der Deckplatte beobachtet haben, entdecken.

In meiner älteren Arbeit (1906) habe ich die Vermutung ausgesprochen, dass die Räume zwischen den Lamellen faden-

---

1) Dieselbe habe ich von neuem an frisch zum Zwecke der vorliegenden Arbeit fixierten Objekten untersucht.

förmige Fortsätze der darunterliegenden Zellkörper der Epidermiszellen enthalten und habe auf ähnliche Fälle bei Evertebraten hingewiesen, welche vor mehreren Jahren von Nils Holmgren (1902) beschrieben wurden. Jetzt, nachdem ich stärkere Vergrösserungen (eine Apochr.-Immersion von Zeiss und starke Oculare) zu Hilfe genommen habe, konnte ich mich davon überzeugen, dass diese Deutung nicht die richtige wäre. An solchen Stellen, wo sich die Cuticularschichte ein wenig von den Zelloberflächen abgehoben hat, kann man jedenfalls fadenförmige Verbindungen zwischen beiden beobachten, aber diese Verbindungen hängen mit den Lamellen und nicht mit dem Inhalte der Interlamellarlücken zusammen. Am deutlichsten kann man dies an solchen Stellen beobachten, an denen sich der mit Plasmafarbstoffen schwach färbbare Inhalt der Räume etwas zurückgezogen hat und wo infolgedessen die unteren Ränder der Lamellen etwas schärfer hervortreten. Obzwar also, wie wir gerade gesehen haben, die Struktur der Cuticularschichte derjenigen einer Deckplatte ungemein ähnlich ist, gibt es auf der anderen Seite sehr gewichtige Unterschiede zwischen beiden. Wie wir schon oben sagten, befindet sich die ganze Cuticularplatte ausserhalb der Zelle und eine an Eisenhämatoxylinpräparaten intensiv geschwärzte Linie bezeichnet die Grenze beider Teile. Da, wo sich die Cuticularplatte von den Zellkörpern ein wenig abgelöst hat, sieht man, dass jene Linie zu den Zellkörpern gehört, und dass es sich da um eine Art von dünnen Grenzschichten ihres Körpers handelt. Bei starken Vergrösserungen erhält man vielfach Bilder, welche dafür sprechen, dass diese Schichte eine besondere Struktur besitzt. In meiner älteren Arbeit (1906) habe ich sie für eine Blepharoblastenschichte gehalten, welche zu den von mir angenommenen Zellfortsätzen gehören würde. Soviel ich die Sache jetzt nach weiteren Untersuchungen zu beurteilen vermag, sind es einfach die Ansatzstellen der Lamellen, welche sich etwas stärker färben. Die

Lamellen gehen unten, wie wir bereits oben sagten, in Fädchen über, welche sich an das Zellplasma ansetzen und sich stellenweise bis in die Zelle hinein verfolgen lassen. Jedenfalls ist das letztere nur an besonders günstigen Stellen und dazu ziemlich undeutlich bemerkbar.

Das Plasma der darunterliegenden Epidermiszellen, und besonders der oberen von ihnen, welche die Cuticularbildung tragen, ist bedeutend dicht und man kann sich des Eindruckes nicht erwehren, dass es sich da ebenso wie in den Epidermiszellen, welche eine verhornte Schichte tragen, um Zellen handelt, deren Plasma in der Richtung zu Exoplasma stark verändert ist. Auch der Vergleich dieser Zellen mit den gewöhnlichen Epidermiszellen der Nachbarstellen spricht für eine solche Deutung. Stellenweise kann man in diesem Plasma parallel mit ihrer oberen Fläche verlaufende feine Fasern, wahrscheinlich Tonofibrillen, beobachten, welche sich durch ganze Zellenreihen verfolgen lassen. Nur in der unmittelbaren Nähe des Zellkerns scheint das Plasma weicher zu sein und man hat da ein nicht scharf umgrenztes Endoplasma vor sich. Oben an ihren äusseren Rändern sind die Zellen mittelst Schlussleisten verbunden; sonst sind zwischen ihnen minimal enge Intercellularlücken vorhanden.

Was die Cuticularschichte selbst betrifft, so ist ihre äussere Oberfläche immer durch starke Färbbarkeit ausgezeichnet und tritt so an Eisenhämatoxylinpräparaten sehr deutlich hervor. Es handelt sich hier wieder um die Lamellen, welche an der betreffenden Stelle etwas verändert sind, aber nicht genug daran, auch die Struktur der Cuticularschichte wird selbst undeutlich, als ob sie da durch Schrumpfung verändert wäre.

Sehr merkwürdig sind die Schichtenbildungen in der Cuticula, die man jedenfalls nicht überall gleich deutlich beobachten kann. In dem auf Taf. 13/14, Fig. 83 dargestellten Falle besteht die Cuticularschichte aus zwei übereinander-

liegenden Schichten, und es hat dies den Anschein, als ob es sich da um Zuwachszonen der Cuticularsubstanz handeln würde. Anderswo findet man eine untere ganz niedrige und eine äussere breite Zone in der Cuticularschichte und die Verhältnisse können noch anders modifiziert werden.

Die Grenze zwischen den soeben erwähnten Zonen ist meistens sehr scharf und durch ähnliche Färbbarkeit und den Schwund der Struktur bezeichnet, wie wir sie an der oberen freien Fläche beobachtet haben. An günstigeren, seltenen Stellen kann man sich davon überzeugen, dass die Lamellen ohne Unterbrechung aus der einen Zone in die andere übergehen und die Grenzlinie wird dann durch Verbiegung der Lamellen angedeutet. Sehr oft sieht man an der Grenze zwischen den nacheinander folgenden Zonen kleinere oder grössere Lücken und endlich kann man beobachten, wie sich die Schichten voneinander ablösen. Man findet z. B. unmittelbar neben einer sehr hohen geschichteten Cuticula eine ganz niedrige; es ist dies eine solche, von der die oberen Zonen entweder im Leben abgeworfen oder bei der Behandlung der Präparate abgerissen wurden. In jedem Falle sprechen die betreffenden Bilder dafür, dass die Cuticularsubstanz schichtenweise abgelagert wird.

Hauptsächlich am Rande des Saugnapfes findet man ganz niedrige Cuticularsäume (vergl. Taf. 13/14, Fig. 84); doch auch diese weisen genau dieselbe Struktur und dieselben Beziehungen zu dem Zellplasma wie die alten dicken Schichten auf. Einen Übergang in gewöhnliche Deckplatten, wie man gehofft hätte, kann man da nicht finden. Die benachbarten cuticulafreien Zellen sind oben nur von etwas verdickten Zellmembranen, die keine Deckplattenstrukturen tragen, begrenzt.

Die Deutung des Ganzen ist für mich, aufrichtig gesagt, jetzt nach den neuen Untersuchungen nicht weniger schwierig als sie früher war. Vor allem ist auch jetzt klar, dass man die betreffende Cuticularbildung trotz aller Ähnlichkeit mit einer

Deckplatte durchaus nicht mit einer solchen gleichstellen darf. Sie bildet, wie die Schlussleisten zeigen, durchaus nicht einen Teil des Zellkörpers der Deckzelle und hängt mit diesem eigentlich auch sehr locker mittelst der oben erwähnten Fädchen zusammen. Man kann die Substanz der Cuticularschichte entweder — wie ich es schon früher machte — für ein Secret halten oder, und dies ist jetzt entschieden viel wahrscheinlicher, für eine ganz eigentümliche extracelluläre Exoplasmabildung. Im ersteren Falle müsste man annehmen, dass da Secretströme vorkommen (solchen würden die intracellularen Fädchen, die inneren Fortsetzungen der Lamellen entsprechen), die sich ausserhalb der Zelle zu einem Lamellenwerke verbinden. In dem anderen Falle müsste man hier plasmatische Fortsätze annehmen, welche aus der Zelle auswachsen und sich miteinander verbindend, das bekannte Lamellenwerk der Cuticularschichte bilden.

II. Die Flammenzellen von Hippocampus.

(Textfigur 8.)

In einer 1869 erschienenen Abhandlung beschreibt (l. c. S. 301) F. E. Schulze aus der Epidermis von Hippocampus ganz besondere Zellen, die sich erstens durch eigentümliche Gestalt und Lage — sie sind hutpilzförmig und ragen aus der Epidermis heraus —, zweitens, und dies besonders, durch eigentümliche cuticulare Aufsätze auszeichnen, die sie an ihrem freien Ende tragen. Schulze bezeichnet diese Aufsätze als „flammenförmig", und in der Tat erinnern die hoch kegelförmigen, spitzen, aus konzentrischen (wenigstens bei Hippocampus brevirostris [1]) mantelartig sich deckenden Lamellen be-

[1]) Schulze hält hier die zu äusserst liegenden Lamellen für die ältesten. Bei einer anderen Art, bei H. longirostris findet er eine weniger deutliche Schichtung des Flammenkegels, und bei H. comes erscheinen die Kappen als vollständig solide, strukturlose Aufsätze (l. c. S. 305).

stehenden Ansätze am ehesten an den Flammenkegel einer Kerze. An jungen Flammenzellen sind diese Ansätze niedrig und stumpf. Die Gestalt des Flammenkegels kann übrigens auch bei erwachsenen Exemplaren verschieden variieren. Am Körper der „Flammenzellen" unterscheidet Schulze einen oberen, etwas erweiterten „Kopfteil" und einen unteren ver-



Fig. 8.

Eine Flammenzelle von Hippocampus mit der Umgebung. Fixierung mit Sublimat, Färbung mit Eisenhämatoxylin. Apochr. 1. 5. Oc. 12.

engten „Fussteil", mit dem sie in der Epidermis eingewurzelt sind. Eine Zellmembran lässt sich nach ihm nur an der unteren und den Seitenteilen der Zelle beobachten, nicht dagegen dort, wo der oberen Zelloberfläche der Flammenkegel aufsitzt. Letzterer wird von einer überragenden Randpartie des Kopfteils begrenzt.

In der letzten Zeit hat denselben Zellen H. Hoyer eine besondere Studie gewidmet (1901). Er bestätigt, was die Form

der Zellen, die Zellmembran und die Schichtung des Flammenansatzes betrifft, vollkommen die Angaben F. E. Schulzes und beschreibt als neu „konzentrisch angeordnete Leisten" an der oberen Fläche der Flammenzelle. Hoyer meint, dass sich der die Epidermis überragende Kopfteil durch Ausstülpung neu bildet und erklärt so das Zustandekommen der konzentrischen Leisten. Die leicht abfallenden Flammenkegel hält er ebenso, wie es eigentlich vor ihm schon Schulze tat (der sie für Cuticularbildungen hielt), für Secret der Zellen. Die konzentrische Schichtung soll mit den Leisten der Zelloberfläche korrespondieren und auf die oben angedeutete Weise erklärbar sein.

Ich selbst habe jetzt zu den Beschreibungen der beiden oben genannten Autoren eigentlich nur wenig Neues hinzuzufügen. Die von Hoyer beschriebenen Lamellensysteme habe auch ich beobachtet und halte sie zusammen mit der darunterliegenden festeren Schichte für eine Deckplatte der Cuticularzelle. Die Lamellen selbst entsprechen, wenn sie auch in diesem Falle eine etwas abweichende Anordnung haben, den Lamellensystemen anderer Deckplatten. Jedenfalls handelt es sich in den für uns allein sichtbaren konzentrischen Lamellen nur um Grenzen zwischen Alveolenreihen; man kann dies daraus schliessen, dass auch gewöhnliche Deckzellen von Hippocampus in ihren Deckplatten in Reihen angeordnete Alveolen besitzen. Die unterhalb der Lamellen liegende festere Schichte ist die Grundmembran der Deckplatte und entspricht einer analogen Schichte, wie wir sie namentlich bei Selachiern stark entwickelt fanden. Auch sie hat natürlich ihre besondere Struktur, die sich jedoch an unseren Präparaten nicht beobachten liess. Sie geht seitlich kontinuierlich in die gewöhnliche Zellmembran der Zelle über. Erwähnungswert ist schliesslich, dass die Deckplatte oben gegen den Flammenansatz zu durch eine scharfe Grenze abgegrenzt ist.

Was die Flammenkappen selbst betrifft, so handelt es sich in ihnen jedenfalls um Cuticularbildungen, die man bei aller Verschiedenheit der Form, Konsistenz und Struktur schliesslich doch mit denen von Lepadogaster in eine Reihe stellen muss. Auch hier lassen sich ihre Beziehungen zum Zellplasma schwer, schwerer noch als im vorangehenden Falle, beobachten; aber trotzdem ist man nicht berechtigt, in ihnen ohne weiteres einfache Secretmassen, die konzentrisch abgelagert wären, zu erblicken.

Einige Drüsenzellenarten der Epidermis.

I. Die Fadenzellen von Myxine.

In seiner monographischen Bearbeitung der Epidermis von Myxine beschreibt Retzius (1905) eigentümliche, bereits vor ihm von Koelliker (1860) und Blomfield (1882)[1]) erwähnte Drüsenzellen, die sich dadurch auszeichnen, dass sie an ihrer Oberfläche eigentümliche Fäden enthalten. Es handelt sich da um grosse, rundliche Zellen, welche von einer dünnen Zellmembran umschlossen sind. Der soeben erwähnte Faden befindet sich in einer besonderen Protoplasmaschichte unterhalb der Zellmembran, mit der er nicht unmittelbar zusammenhängt, und bedeckt so entweder nur den unteren Teil der Zelle oder erstreckt sich über deren ganze Oberfläche. Charakteristisch für diese Fäden sind ihre mannigfaltigen Windungen, durch welche der Eindruck entsteht, als ob es sich hier um eine

[1]) Beide diese Autoren homologisieren diese Zellen mit den sog. Körnerzellen von Petromyzon.

grosse Anzahl von solchen Gebilden handeln würde. Retzius spricht sich über diese Sache folgendermassen aus: „Man überzeugt sich durch Studium vieler Zellen, dass es in jeder Zelle kaum mehr als einen einzigen Faden gibt; dieser windet sich indessen in den zierlichsten Biegungen, bald der Quere, bald mehr der Länge der Zellenachse nach, zuweilen sogar in erstaunenerregenden Mustern. Er färbt sich an Zenker-Präparaten mit Hämatoxylin nach Heidenhain in wunderschöner Weise. Man sieht auch hier, dass er sich ganz so, wie Koelliker ihn beschrieb, korkzieherartig hinzieht. In allen mehr ausgebildeten Zellen ist nämlich der Faden korkzieherartig um sich selbst gewunden — — — — — An den optischen Querschnitten erkennt man, dass der Faden cylindrisch ist. Man bemerkt in ihm keine weitere Struktur.“

Nach eigenen Untersuchungen an verschieden fixierten Objekten kann ich die Beschreibung von Retzius vollkommen bestätigen. Auch ich finde den Faden im unteren Teile der Zelle besser entwickelt als im oberen. Oft sehe ich unten dicke, oben dagegen ganz feine Fädchen, als ob sich das Gebilde von unten nach oben fortschreitend entwickeln würde. Ich versuche jetzt eine Deutung der eigentümlichen intracellularen Faden zu geben. Meiner Ansicht nach kann es sich da einzig um Fibrillenbündel handeln, welche den bei verschiedenen Gelegenheiten beschriebenen Bündeln der Tonofibrillen zu vergleichen wären; dass es sich da um Myofibrillen handeln könnte, ist jedenfalls sehr unwahrscheinlich. Von den bisher besprochenen Fällen seien hier in erster Reihe die eigentümlichen Fibrillenbündel der grossen Basalzellen der Anurenlarven zu erwähnen, welche ebenfalls unterhalb der Zellmembran im peripheren Zellplasma liegen, und welche stellenweise, wo an ihnen die Zusammensetzung aus Fibrillen weniger deutlich ist, genau dasselbe Aussehen haben. Auch der Verlauf dieser Fibrillenbündel zeigt gewisse — wie ich es betont

habe, mir unerklärliche — Eigentümlichkeiten, die sich vielleicht mit dem der Fadenzellen am ehesten vergleichen liessen. Noch ähnlicher sind ihnen die Fadennetze der Leydigschen Zellen der Urodelenlarven, auf welche wir später unten zu sprechen kommen. Jedenfalls lässt sich an den Fäden der Fadenzellen die Zusammensetzung aus Fibrillen nicht beobachten, aber man muss in einem solchen Falle immer daran denken, dass die eigentliche Struktur der Gebilde nur durch andere Stoffe maskiert und deshalb unsichtbar sein kann. Die Maskierung von Gewebsteilen durch an ihnen abgelagerte Stoffe, auf welche F. C. C. Hansen gelegentlich seiner Knorpelstudien aufmerksam machte, ist jedenfalls in den Geweben des Tierkörpers eine weit verbreitete Erscheinung. Eine andere Frage ist natürlich jene nach der physiologischen Bedeutung der Fasern; diese ist es uns bisher unmöglich zu lösen.

II. Die Körnerzellen von Petromyzon.

Es handelt sich um eigentümliche, ausschliesslich bei Petromyzon vorkommende Drüsenzellen von rundlicher Gestalt, die in der oberen Epidermispartie liegen und deren Körper mittelst dünner fadenförmiger Fortsätze mit der Basalmembran zusammenhängt[1]). Besonders in ihrer oberen Hälfte enthalten diese Zellen grosse Secretgranula, während das reine Protoplasma im unteren Teile angehäuft ist. Der Zellkern liegt etwa in der Mitte der Zelle.

Was die uns hier interessierenden Teile, Zellmembran und Fibrillen, betrifft, so sei hier folgendes angegeben: Die Zellen besitzen eine deutliche dünne Zellmembran, welche ihren Körper allseitig einhüllt und die sich auch auf die Oberfläche

[1]) Eine Zusammenstellung der Literaturangaben siehe z. B. bei Kapelkin, 1896.

der Fortsätze (gewöhnlich gibt es drei solche) verfolgen lässt. An Eisenhämatoxylinpräparaten kann man sich davon überzeugen, dass die Fortsätze, welche jedenfalls zur Befestigung der Zelle an der Basalmembran dienen, in ihrem Inneren Tonofibrillenzüge enthalten, welche sich bis in den eigentlichen Zellkörper hinein verfolgen lassen. Sie verlaufen hier spiralförmig sich krümmend und schliesslich in mehrere Bündel zerfallend, bis in den oberen Teil der Zelle, wo sie sich verlieren.

Die soeben erwähnten Fibrillenzüge hat zuerst F. E. Schulze (1867) beobachtet; er spricht jedoch nur davon, dass sie in den Zellkörper eindringen und sich da miteinander verbinden, wodurch eigentümliche „zirkelkopfähnliche Gebilde" zustande kommen sollen. Nach ihm sollte es sich da um eine Art von Nervenzellen handeln. Nach Foettinger (1876) sollten die von Schulze erwähnten Bilder nur scheinbar sein, eine wirkliche Verbindung der Fasern ist ihm in keinem Falle zu finden gelungen. Kapelkin, der (1896) die Zellen merkwürdigerweise für die Verschleimung der oberen Epidermisschichten verantwortlich macht, konnte die Schulzesche Angabe ebenfalls nicht bestätigen und, was ziemlich auffallend ist, erwähnt auch K. C. Schneider (1902), dem ja doch bereits Eisenhämatoxylinpräparate zur Disposition standen, die Fibrillenzüge nicht. In seiner Arbeit findet man auch eine abweichende Angabe betreffend die Zellmembran der Körperzellen; es soll sich in ihr nur um ein „peripheres fädiges Gitter" handeln.

Auch hier ist die Deutung der Fibrillen wieder mit Schwierigkeiten verbunden. Diejenigen, die in den Fortsätzen verlaufen, sind wohl einfache Tonofibrillen, welche zu ihrem Festigen dienen; aber unklar ist, was die spiralförmig verlaufenden intracellularen Fibrillenzüge zu bedeuten haben. Wahrscheinlich handelt es sich um ein inneres elastisch wirkendes Stützgerüst der Drüsenzelle.

III. Die Leydigschen Schleimzellen der Urodelenlarven.

(Textfigur 9, Taf. 9/10, Fig. 70, 70b.)

Mit diesen eigentümlichen, am Ende der Larvalzeit schwindenden Elementen beschäftigt sich bereits eine umfangreiche Literatur, welche mehrmals zusammengestellt wurde, zuletzt z. B. von Cohn (1894). Hier werden uns nur folgende Daten aus der Geschichte der Erforschung dieser Zellen interessieren:

Die hier in Betracht kommenden Zellen erwähnt zuerst Leydig (1853), der sie bei Larven von Salamandra entdeckt hat. Langerhans (1873), der sich später mit der Epidermis von Salamandra näher beschäftigte, beschreibt von der Oberfläche dieser Zellen zuerst eine in der Zellmembran lokalisierte „äusserst zierliche netzartige Zeichnung"; es soll sich um „rippenartige Verdickungen" der Zellmembran handeln, zwischen welchen dies vollkommen homogen erscheint (l. c. S. 746).

Die von Langerhans beschriebenen Bilder hielt man zuerst für Artefacte; so versuchte sie Leydig (1876) „durch eine Art von regelmässiger Knitterung der Oberfläche nach Reagentien" zu erklären, und Flemming (1878) erblickt in ihnen nur Koagulate des Inhaltes der Intercellularlücken. Erst später hat man eingesehen, dass es sich da um wirkliche Strukturen handelt. Pfitzner (1880) erwähnt eine „wandständige Protoplasmaschicht", welche das Aussehen einer Membran hat; erst an dieser befindet sich ein Netz von Verdickungen. Die Intercellularbrücken gehen aus diesen Verdickungen hervor. Paulicki (1884) hat für diese Zellen den seit der Zeit am meisten angewendeten Namen „Leydigsche Zelle" (auch „Netzzellen") vorgeschlagen. Ihre

Zellmembran soll doppelt konturiert sein, und zwar handelt es sich in ihr nur um eine dichtere Protoplasmaart, welche ohne scharfe Grenze in das innere Zellplasma, resp. in dessen Stränge übergeht. Die Langerhansschen Gitter erklärt er durch „rippenartige partielle Verdickungen der Zellmembran" und bemerkt, dass die Balken benachbarter Zellen miteinander zusammenhängen können, so dass sich „ein zusammenhängendes Balkenwerk über mehrere Zellen ausdehnt" (l. c. S. 133). Später hat man auch Eisenhämatoxylinpräparate beim Studium der Leydigschen Zellen benützt. Cohn (1894), der solche zuerst untersuchte, hält die „Langerhansschen Netze" immer noch für einfache „rippenartige Verdickungen der Zellmembran, d. h. der äusseren Grenzschicht des Protoplasmas". Die Netzbalken sollen nach ihm „im allgemeinen flache bandartige Formen haben". „Betrachtet man die Balken bei sehr hohen Vergrösserungen von der Fläche, so machen sich an ihnen viele sehr feine, verschieden grosse, rundliche hellere Stellen bemerkbar". Er meint, dass es sich da um Perforationen der Balken handeln könnte. Bei Axolotl, den er ebenfalls untersuchte, soll die Mehrzahl der Balken in der Richtung der Zellmeridionale verlaufen. Am oberen und unteren Pole der Zellen konfluieren hier häufig die Balken „derartig, dass dadurch hautartige Ausbreitungen entstehen". Verbindungen zwischen den Netzen benachbarter Zellen (Paulicki) hat er niemals mit Sicherheit nachweisen können.

Bei Proteus sollen nach Cohn die Langerhansschen Netze ein vollkommen anderes Aussehen haben. „Von „Netzen" kann man hier eigentlich nicht mehr sprechen. Die nämlichen Bildungen bieten hier den Anblick, sagen wir von „gefensterten Häuten", oder von starken, den Zellkörper umschliessenden Kapseln, welche zahlreiche Perforationen aufweisen; mit anderen Worten: es sind hier die Balken des Netzes so breit, und ihre gegenseitigen Verbindungen so zahlreich geworden,

dass nur relativ enge Öffnungen zwischen ihnen bestehen bleiben". Cohn hält sie für „Schutzvorrichtungen" der Zellen, wie auch aus der Anordnung der Balken hauptsächlich in der Richtung, in der die Zellen die grösste Festigkeit verlangen, hervorgehen würde.

Neuestens beschreibt die Zellen, und zwar wieder von Salamandra, K. C. Schneider in seiner Histologie (1902, S. 771): „Eine geschlossene Zellmembran fehlt durchaus; peripher findet sich ein Fibrillennetz (Aussengitter) mit polygonalen, meist sehr regelmässigen Maschen". „Von den Knotenpunkten gehen sowohl feine kurze Brücken nach aussen, die aber selten sicher zu unterscheiden sind, als auch Gerüstfäden ins Zelleninnere." „Am Aussengitter lässt sich feststellen, dass die Maschenfibrillen durch dichte Aneinanderlagerung von Elementarfibrillen entstehen, die in den Knotenpunkten leicht auseinander weichen".

Eigene Untersuchungen, zu welchen mir eine Reihe verschieden fixierter und hauptsächlich mit Eisenhämatoxylin gefärbter Larven von Triton dienten, haben etwa folgendes Verhalten gezeigt:

Die allein uns hier interessierenden Fibrillennetze liegen dicht unter der Oberfläche der Drüsenzellen, welche aussen eigentlich vollkommen nackt sind. Eine besondere Zellmembran befindet sich an der Oberfläche der Zellen nicht und die oberflächliche Schichte reinen Protoplasmas, welche gegen das Secret enthaltende innere Plasma der Zelle ziemlich auffallend absticht, kann man vielleicht mit den Exoplasmen anderer Zellen gleichstellen; es geht kontinuierlich in die dicken Protoplasmastränge, welche das Innere der Zelle überall durchtreten und die Peripherie mit der centralen perinuclearen Plasmaanhäufung verbinden. Das Plasma aller dieser Stellen zeigt keine besondere Struktur, es wird in der Wirklichkeit jedoch sicher nicht homogen sein. Die sog. „Langerhansschen

Netze“ sind nun in das periphere Plasma, in einer geringen Entfernung von der Zelloberfläche eingelagert. In den Balken des Netzes, welche gerade bei Triton sehr fein sind, handelt es sich, wie starke Vergrösserungen ganz deutlich zeigen, um keine einfache Fibrillen, sondern es sind das grösstenteils sehr dünne Fibrillenbündel, welche sich in den Maschen des Netzes mannigfaltig miteinander verbinden und wieder voneinander trennen. Die Bauweise des Netzes, die man nach unserer Abbildung (Fig. 80, 80 b, Taf. 9/10) am besten beurteilen kann, ist übrigens keinesfalls so regelmässig, wie man sich nach dem Aussehen desselben bei schwachen Vergrösserungen denken könnte.

Das Fibrillennetz, welches eine Art von schützender Hülle um den ganzen Zellkörper herum bildet (vergl. unsere Textfigur 9), sendet feine Fäserchen aus, welche sich in Zellbrücken zu den Körpern benachbarter Zellen begeben und sich daselbst, wie es schon Paulicki (1884) beobachtet hat, mit fremden Langerhansschen Netzen verbinden; auf ähnliche Weise (was man jedenfalls nicht so deutlich sehen kann) wird das Netz auch mit den Fibrillenmassen in den Zellmembranen benachbarter typischer Stachelzellen verbunden. Andere Fibrillen resp. Fibrillenbündel kann man in das Zelleninnere hinein verfolgen, wo sie, in den Protoplasmabalken verlaufend, ein inneres ganz locker gebautes und dazu meistens recht unvollständiges Netz bilden. Sie reichen daselbst bis zu der unmittelbaren Nähe des Zellkerns.

Die Deutung des Beschriebenen ist diesmal nicht so schwer wie in den vorangehenden Fällen. Es handelt sich da ganz sicher um Tonofibrillen, die mannigfaltig sich vereinigend, an der Oberfläche der, durch keine wirkliche exoplasmatische Zellmembran aussen geschützten Drüsenzelle, ein vollkommenes Gitter bilden. Genau so wie die Tonofibrillen der typischen Zellen gehen, wie wir ja gesehen haben, auch diejenigen des

Langerhansschen Netzes von einer Zelle zur anderen und verlaufen so auf weite Strecken im Gewebe; auch ein Zusammenhang mit den Tonofibrillen der typischen Zellen konnte beobachtet werden. Wie ich schon an seiner Stelle hervorgehoben habe, muss man in den gewundenen Fäden der Fadenzellen



Fig. 9.

Eine Partie der Epidermis mit einer Leydigschen Zelle von Triton Fixierung mit Flemmingscher Flüssigk. Eisenhämatox. Apochr. 1. 5. Oc. 8.

von Myxine Strukturen ganz ähnlicher Art erblicken; auch die Fibrillenbündel, die wir aus den Basalzellen der Urodelenlarven beschrieben haben, gehören hierher. Die Unterschiede lassen sich wohl durch die Funktion, die bei verschiedenem Inhalt und verschiedener Lage der Zellen doch nicht genau dieselbe sein kann, erklären.

Eine ganz besondere Art der Langerhansschen Netze habe ich an dem von mir untersuchten Exemplare von Diemyctilus viridescens beobachtet. Die Balken des Netzes sind hier nicht so dünn, wie wir es bei Triton beobachten konnten, sondern bedeutend dick, so dass das Netz einen vollkommen verschiedenen Habitus hat. Es handelt sich hier, wie starke Vergrösserungen ganz deutlich zeigen, einfach um dickere Fibrillenbündel, und man kann jetzt das von Cohn beschriebene Verhalten bei Proteus leicht verstehen. Hier haben sich die Fibrillen noch mehr vermehrt und so ist eigentlich eine mit grossen Lücken versehene Kapsel an der Zelloberfläche entstanden. Wenn man sich jetzt vorstellt, dass sich die Lücken schliessen und gleichzeitig das oberflächliche Plasma zu einem Exoplasma verhärten würde, würde daraus eine ganz typische Zellmembran, wie sie die Stachelzellen besitzen, resultieren.

IV. Die Kolbenzellen der Cyclostomen und der Teleostier.

Die vierte Drüsenzellenart, mit welcher wir uns hier beschäftigen werden, sind schliesslich die sog. „Kolbenzellen", welche für die oben genannten Gruppen charakteristisch sind und welche anderswo, wie es scheint, kein Analogon haben. Die Kolbenzellen haben zu manchen Kontroversen Veranlassung gegeben. Bekanntlich wollten in manchen von ihnen einige Autoren eigentümliche nervöse Endapparate erblicken und noch heute hat diese Deutung ihre Vertreter; die anderen halten sie, und wohl mit Recht, für Drüsenzellen, doch können sie in den meisten Fällen nicht angeben, wie ihre Secrete nach aussen abgeführt werden. Manche nehmen sogar an, dass die betreffenden Zellen als Ganzes aus der Epidermis ausgeschieden werden, was bei denen der Myxine wirklich der Fall ist. An dieser Stelle werden uns die Zellen von einem vollkommen

anderen Standpunkte interessieren. Ich glaube, dass es mir in ihnen sehr wichtige Belege für die Exoplasmalehre zu finden gelungen ist, und so werden wir uns hauptsächlich nur mit ihrer Bauweise beschäftigen. — Es gibt verschiedene Arten der Kolbenzellen, die merkwürdigsten davon sind die sog. „Fadenkörperzellen“ von Myxine, welche wir hier an erster Stelle besprechen werden, zu ihnen reihen sich die wirklichen Kolbenzellen der Petromyzonten und schliesslich gibt es etwa zwei oder drei verschiedene Kolbenzellenarten bei Teleostiern.

1. Kolbenzellen (Fadenkörperzellen) von Myxine.

(Taf. 13/14, Fig. 85—87.)

Die Kolbenzellen von Myxine, welche in der Literatur unter dem Namen „Fadenkörperzellen“ angeführt werden, wurden 1824 von Anders Retzius entdeckt. Später wurden sie von Koelliker (1860) und von Blomfield (1882) beschrieben. Die neuesten sehr eingehenden Untersuchungen über diese Zellenart verdanken wir Gustav Retzius (1905), der auch ihre Genese zu erforschen versuchte.

Die Kolbenzellen befinden sich bei Myxine nicht in der eigentlichen Epidermis der Körperoberfläche, in der man nur die oben beschriebenen, ihnen nahe verwandten Fadenzellen finden kann. Sie sind in den sogen. „Schleimsäcken“ dieser Tiere lokalisiert, welche bekanntlich nichts anderes sind, als solide Anhangsgebilde der Oberhaut. Wie Retzius zuerst beobachtete, und wie ich es nach eigenen Untersuchungen bestätigen kann, bilden sie sich hier aus kleinen an der Peripherie der Säcke liegenden indifferenten Zellen, welche sich vergrössern und in ihrem Plasma den für diese Zellen so charakteristischen Faden bilden. „In ihrem ausgebildeten Zustand sind sie echt oval, mit einem spitzeren und einem stumpferen Ende; in diesem findet sich eine in der Regel etwas konisch zugespitzte Höhle oder Einbuchtung, welche grösstenteils von

einem . . . blasenförmigen Kern ausgefüllt wird" (Retzius, l. c. S. 73). Schon aus den Beschreibungen der früheren Forscher ist bekannt, dass der ganze Zellkörper im entwickelten Zustande von einem spiralförmig gewundenen, verhältnismässig dicken Faden gebildet wird, welcher am ehesten demjenigen der oben beschriebenen Fadenzellen entspricht. Nur an dem oberen (inneren) Pole des Zellkerns kann man, wie Retzius erwähnt, manchmal, jedoch verhältnismässig selten, „ein feines protoplasmatisches Netzwerk" (Retzius) beobachten, welches wohl nichts anderes als das Endoplasma der Zelle ist. Ich selbst finde solchen Endoplasmahof im Innern der Zellen sehr selten; ich sah ihn eigentlich nur einigemal. Fasst man dieses Plasma als ein Endoplasma auf, so kann man in der ganzen übrigen Masse der Zelle ein auf merkwürdige Weise umgewandeltes (richtiger gesagt: einen eigentümlichen Inhalt enthaltendes) Exoplasma erblicken. Man findet in dieser „Mantelschicht" nur den soeben erwähnten, vielfach gewundenen Faden. Auch bei den stärksten Vergrösserungen kann man sich nicht davon überzeugen, was sich eigentlich zwischen den Fadenwindungen befindet, und so ist die Annahme, dass es sich da um Exoplasma handelt, zuerst nur auf Grundlage von Vergleichen mit Kolbenzellen anderer Tiere, von denen wir später unten sprechen werden, erlaubt. Zu dieser Sache kehren wir übrigens später noch einmal zurück.

Der Faden der Fadenkörperzellen zeigt auch bei den stärksten Vergrösserungen keine Struktur, was jedenfalls nicht so gedeutet werden darf, dass es sich da um vollkommen strukturloses Gebilde handeln würde. An frischen Objekten aus der Zelle isoliert zeigt der Faden eine gewisse Festigkeit, was wohl dafür spricht, dass er eine entsprechende Struktur besitzen muss. Am Querschnitte ist der Faden drehrund; seine Decke scheint überall dieselbe zu sein und verdünnt sich nur an den Polen der Zellen (vergl. Taf. 13/14, Fig. 87).

Was die Bedeutung des eigentümlichen Fadens betrifft, so ist zuerst klar, dass man ihn mit demjenigen der Fadenzellen der Epidermis von Myxine in eine Reihe stellen muss, und in letzter Reihe handelt es sich da wahrscheinlich wieder um nichts anderes als um Fibrillenzüge, die durch eine besondere Substanz maskiert werden. Die Annahme, dass es sich da um vollkommen selbständige Gebilde „sui generis“ handeln könnte, hat meiner Meinung nach sehr wenig Wahrscheinlichkeit für sich. Wenn man bedenkt, wie überall in den Epidermiszellen immer dieselben Strukturelemente wiederkehren und wie sie sich verschiedenen Bedürfnissen der Zelle, resp. des Organismus anpassen, so ist die oben angedeutete Deutung ganz plausibel. Es ist bekannt, dass die Fadenkörperzellen von Myxine eine ganz besondere Rolle spielen und so werden hier die Faserbildungen eine ganz andere Bedeutung haben; daher auch ihr verschiedenes Aussehen, das sich durch Adaptation erklären lässt.

Eigentümlich ist, dass man so selten ganz junge Entwickelungsstadien der Fadenkörperzellen, solche nämlich, an denen sich der Anfang der Fadenbildung beobachten liesse, findet. Ich selbst fand z. B. an allen von mir untersuchten Objekten entweder ganz kleine rein plasmatische Zellen, oder schon solche, welche ihren Körper bis in die unmittelbare Nähe des Zellkerns zerfasert hatten, und die Fasern zeigten in solchen bereits die bekannte Anordnung (Taf. 13/14, Fig. 85). Daraus erkennt man, dass zwischen unseren Zellen und den von Retzius auf ihre Entwickelung genauer studierten „Fadenzellen“ der Epidermis doch gewisse wichtige Unterschiede bestehen. In letzteren entwickelt sich der Faden ganz deutlich an der Zelloberfläche und bildet zuerst nur wenige, die untere Hälfte derselben bedeckende Windungen. Viel näher stehen unsere Zellen den Kolbenzellen der Petromyzonten, die sich auf ähnliche Weise entwickeln. — Am eigentümlichsten ist an

unseren Zellen der Umstand, dass hier fast der ganze Zellkörper in eine weit vom ursprünglichen Protoplasma abweichende Substanz umgewandelt wird, so dass meist nicht einmal in der unmittelbaren Umgebung des Zellkerns eine Spur von reinem Plasma erhalten bleibt. Auch die Menge des eventuell zwischen den Fadenwindungen vorhandenen Plasmas kann höchstens ganz minimal sein. Trotzdem bleibt das ganze Gebilde am Leben und sein allseitig von einer fremden Substanz umgebener Zellkern zeigt sogar eine sehr schöne Struktur. Dies scheint dafür zu sprechen, dass in der Zelle trotz aller Modifikationen, welche ihr Körper erfährt, doch viel lebende Substanz erhalten bleibt, ohne welche der Kern kaum prosperieren könnte.

2. Kolbenzellen von Petromyzon (fluviatilis, planeri, marinus).

(Taf. 13/14, Fig. 88—92.)

Koelliker hat (1860) diese Zellen zuerst gefunden, für Drüsenzellen gehalten und unter dem Namen „Schleimzellen" beschrieben. Der jetzige Name ist eine Modifikation des Namens „kolbenförmige Gebilde" oder kurz „Kolben", den ihnen 1861 Max Schultze gegeben hat. Der zuletzt genannte Forscher hält sie, ohne dass er ihren Zusammenhang mit Nervenfasern entdeckt hätte, für eine Art von nervösen Endapparaten. Ähnliche Ansichten wie er haben in der späteren Zeit auch andere Autoren, die sich mit diesen rätselhaften Gebilden beschäftigt haben, ausgesprochen; wir nennen hier Pogojeff (1889)[1], Kapelkin (1896) und aus der neuesten Zeit K. C. Schneider (1902). Kapelkin erwähnt, dass sich im Innern der Gebilde eine centrale Nervenfaser befindet, und Schneider führt zugunsten seiner Deutung den Befund von „schwarzen Fibrillen in spiraliger Aufwindung, die im distalen Zelldrittel undeutlich

[1]) Pogojeff ist geneigt, sie sogar für vielzellige Gebilde zu halten.

werden“, an; es ist ihm gelungen, solche nach Eisenhämatoxylinfärbung zu finden.

Andere Autoren verteidigten die ursprüngliche Deutung Koellikers. Unter diese gehören H. Müller (1864) und F. E. Schulze (1867), die sie für Drüsenzellen mit dicker muskulöser Wand und einer Öffnung am oberen Ende erklären, Foettinger (1876), der sie öfters aus dem Epithelverbande austreten sah und deshalb glaubt, dass sie als Ganzes aus dem Epithel ausgeschieden werden und dann ausserhalb des Körpers zu irgend einem Zwecke dienen — sie sollen dabei ihre Zellkerne verlieren — und schliesslich Maurer (1895), der nur ihre äussere homogene Umhüllungsmasse für Secret hält und ebenfalls die Annahme seines Vorgängers Foettinger bestätigen konnte (l. c. S. 40). Der Deutung der Kolbenzellen als Nervenzellen nicht gerade günstig waren die Untersuchungen, die Retzius mit Hilfe der Golgischen Methode an der Epidermis von Petromyzon ausgeführt hat. Nirgends hat er Verbindung der Nervenfasern mit den uns hier interessierenden Elementen feststellen können. Auch die neuesten Untersuchungen Marenghis (1905) führten zu demselben negativen Resultate.

Die Bauweise der Zellen wurde bereits von den ersten Untersuchern richtig beschrieben. Die Zellen bestehen aus einer stark lichtbrechenden äusseren Hülle („Secretmantel“ nach Maurer [1895]) und einem inneren protoplasmatischen Körper, der immer zwei Zellkerne enthält. H. Müller (1864) beschreibt genauer die Höhle, in der der protoplasmatische Körper liegt und erwähnt einen „kanalartigen Raum“, der in die Tiefe (basalwärts) führt. Nach Schulze (1867) soll da neben dem Plasmakörper immer noch ein mit Flüssigkeit erfüllter Raum vorhanden sein. Foettinger beschreibt das Plasma als fein granuliert und betont auch, dass es von Anfang an zwei Zellkerne enthält. Der Plasmakörper liegt nach ihm entweder im

Centrum der Zelle oder liegt stark nach oben verschoben an dem oberen Ende der Zelle. F. E. Schulze meint, dass die Zelle hier (oben) eine Öffnung besitzt, aus der das Secret ausgedrückt werden kann.

Was die homogene stark lichtbrechende Hülle der Kolbenzellen betrifft, so fand Max Schultze an ihr nach Caliumbichromat deutliche Querschichtung und konnte mit der Hilfe des Polarisationsmikroskopes Erscheinungen der Doppelbrechung feststellen. Er hält ihre Substanz für verwandt derjenigen der quergestreiften Muskelfasern. Durch diese seine Angaben liess sich jedenfalls auch F. E. Schulze bei seiner oben hervorgehobenen Deutung der betreffenden Zellen beeinflussen. Foettinger (1876) findet an der, wie er meint, gelatinösen Substanz nur eine in verschiedenen Richtungen geordnete Streifung, die nach ihm der Ausdruck einer lamellären Zusammensetzung sein sollte; Pogojeff (1889) und Maurer (1895) erwähnen schliesslich nur eine konzentrische Streifung.

Nach Schulze, mit dem fast alle Autoren hierin übereinstimmen, sind die Zellen vollkommen nackt, nur Foettinger glaubte eine Membran an ihnen annehmen zu müssen.

Die richtigste Beschreibung der Struktur des Zellmantels verdanken wir K. C. Schneider und ist dieselbe in seiner Histologie (1902) enthalten: „Eine genaue Untersuchung zeigt, dass die konzentrischen Schichtlinien von Fibrillen vorgetäuscht werden. Die Fibrillen beginnen an der basalen Fläche und steigen, in starker Windung den axialen Bereich umziehend, in der Zelle empor, wobei verschiedene Gruppen von Fibrillen in verschiedener Richtung gewunden verlaufen. Sie verstreichen alle nach und nach an der Wand der Zelle. Im basalen Bereiche liegen die Fibrillen am dichtesten.“

Die Entwickelung der Kolbenzellen hat zuerst Heinrich Müller (1864) und nach ihm besonders genau Foettinger (1876) verfolgt. Die jüngsten Zellen, sagt der letztere: „Se présen-

tent sous l'aspect de petits corps sphériques, coniques, ou irréguliers situés sur le derme. . . . . Elles offrent autour d'une masse centrale, striée et colorée, un espace clair et transparent non coloré, entourant toute la cellule, à l'exception de la partie qui est en rapport avec le derme. Ces organes semblent donc posséder probablement à l'origine une membrane, que plus tard, dans les formes âgées, on ne peut distinguer de leur contenu propre" (l. c. p. 638).

Etwas abweichend schildert die jungen Stadien Maurer (1895, S. 59). Die glänzende Substanz tritt nach ihm zuerst als oberflächliche Mantelschicht der Zellen auf und in ihr bildet sich ein spiraliger Faden, den Maurer ebenfalls aus einer Secretsubstanz bestehen lässt. Bei ausgebildeten Petromyzonten schwindet der Secretfaden und „das durch ihn dargestellte Secret verteilt sich wieder gleichmässig in dem glashellen anderen Excret". Auch er findet, dass die Zellen von Anfang an zweikernig sind.

Ich komme schliesslich zu meinen eigenen Untersuchungen und hauptsächlich zu meiner Deutung der Befunde an Kolbenzellen von Petromyzon.

Die Kolbenzellen, deren Aussehen als allgemein bekannt anzusehen ist und die wir überdies in unseren Figuren 89—92, Taf. 13/14 abbilden, enthalten in ihrem Körper ähnlich wie die Fadenkörperzellen der Myxine spiralig gewundene Faserbildungen, doch unterscheiden sie sich von der soeben genannten Zellenart durch eine Reihe von wichtigen Umständen. Was ihre Fasern betrifft, so handelt es sich hier erstens nicht um drehrunde, scheinbar homogene Gebilde, welche sich aus der Zelle isolieren liessen, sondern es sind ganz feine Elementarfibrillen, welche in grosser Anzahl in jeder Zelle vorhanden sind und die sich nirgends zu wirklichen Fibrillenbündeln vereinigen; solche Bündel werden hie und da nur angedeutet, nirgends jedoch wirklich vorhanden; die Fibrillen verlaufen

vielmehr überall in gleichen Abständen voneinander (vergl. Fig. 90). Auch der Verlauf der Fibrillen ist ein etwas anderer als in den Fadenkörperzellen von Myxine, was wohl mit der Gestalt der Zelle und damit zusammenhängt, dass die Zellen nicht zwischen anderen eingelagert, sondern dem Corium unten fest angeheftet sind. Es entsteht so an dem Zellkörper ein etwas verengter Fussteil, in dem die Fibrillen zuerst in der Längsrichtung verlaufen; erst etwas höher in der Zelle, manchmal erst in dem keulenförmigen oberen Teile der Zelle beginnen sie sich spiralförmig um die Längsachse der Zelle zu drehen. Die Fibrillen der Kolbenzellen von Petromyzon lassen sich schliesslich mehr oder weniger deutlich in feine Zellbrücken, durch welche die Kolbenzelle mit typischen Epidermiszellen der Umgebung zusammenhängt verfolgen und gehen wohl kontinuierlich in das Tonofibrillennetz derselben über (Taf. 13/14, Fig. 92). Bei den Fadenkörperzellen der Myxine, welche zwischen grossen Schleimzellen liegen, kann von so etwas nicht die Rede sein und die Fäden haben sich hier als vollkommen selbständige Gebilde ausgebildet.

Während bei Myxine in der Regel der ganze Zellkörper in der Fadenbildung aufgegangen ist, erhält sich bei Petromyzon in den Kolbenzellen in jedem Falle ein wirkliches Endoplasma. Man kann hier in der Umgebung der meistens bis in das oberste Ende der Zelle verschobenen, sehr selten in deren Mitte liegenden Zellkerne eine Partie unveränderten (auch unverschleimten!) Protoplasmas beobachten, welches nicht anders als ein Endoplasma der Zelle aufzufassen ist. Das Endoplasma oder die „Endoplasmazelle“, so kann man es auch bezeichnen, beschränkt sich nicht an die Umgebung der immer in Zweizahl vorhandenen Kerne, sondern es sendet in jedem Falle einen Ausläufer in den unteren Teil der Zelle, der sich inmitten der Fibrillenmasse bis zu der Basis der Zelle verfolgen lässt (Taf. 13/14, Fig. 91, 92). Sehr selten habe ich auch

mehrere seitliche Ausläufer beobachtet, so dass die Endoplasmazelle, abgesehen von dem immer vorwiegenden basalen Fortsatze, eine etwa sternförmige Gestalt besass. Besonders auffallend ist der basale Fortsatz in den grossen und sehr langen Kolbenzellen von Petromyzon marinus, in denen man ihn gewissermassen als einen centralen Faden bezeichnen könnte. Er verläuft hier inmitten der Fasersubstanz in einem scharf umgrenzten, leicht spiralförmig gekrümmten Kanale.

Vom Endoplasma der Kolbenzellen machen natürlich alle Autoren eine Erwähnung. Max Schulze erwähnt es z. B. als einen „Protoplasmaklumpen"; auch Pogojeff macht auf es aufmerksam und hält den basalen Fortsatz, den Centralfaden, für eine Nervenfaser, ohne natürlich irgendwo den Zusammenhang mit wirklichen Nervenfasern gefunden zu haben. Das Endoplasma ist feinkörnig und man kann in ihm nirgends wirkliche Secretkörner nachweisen; es gibt keine der Schleimfärbungen. Auch die verhältnismässig geringe Menge, in der das Endoplasma immer vorhanden ist und die keinen bemerkbaren Schwankungen unterliegt, erlaubt nicht die Annahme, dass es sich da um das Plasma einer Drüsenzelle handeln würde. Mit der fibrillär differenzierten Hülle, welche wir als ein Exoplasma der Zelle deuten wollen, hängt das Endoplasma sehr locker zusammen. Man kann dies daraus erkennen, dass die Endoplasmazelle inmitten des Exoplasmas sehr leicht schrumpft und sich zusammenzieht. Manchmal, so habe ich es z. B. bei Petromyzon marinus beobachtet, hat es so ein Aussehen, als ob hier inmitten der grossen Kolbenzelle eine kleine Zelle von dem Aussehen eines Leucocyten vorhanden wäre (vergl. Taf. 13/14, Fig. 92).

Wie bekannt und wie man es auch an unseren Figuren dargestellt findet, reicht das fibrillär differenzierte Exoplasma nicht bis zum oberen Pole der Zelle; hier, wo die zwei Zellkerne mit der grössten Ansammlung des Endoplasmas liegen,

wird die Zelle nur von einer dünnen Zellmembran, an der sich schon keine Fibrillenstruktur nachweisen lässt, bedeckt (Fig. 91, 92); ausserdem gibt es auch Zellen mit überall gleich dickem Exoplasma (vergl. Fig. 89, Taf. 13/14).

Das eben besprochene Aussehen haben die Kolbenzellen sowohl bei erwachsenen Petromyzonten, wie bei Ammocöten. Nur bei ganz jungen Larven kann man jüngere Entwickelungsstadien der Kolbenzellen finden. Merkwürdig ist es, dass diese bereits das Aussehen der alten haben. Immer handelt es sich in solchen um grosse Zellen, deren körniges Protoplasma (Endoplasma) oben von einer dünnen Zellmembran, unten von einer exoplasmatischen, bald dick werdenden Kappe, welche bis über die Hälfte der ganzen Länge der Zellen reicht, bedeckt ist (Taf. 13/14, Fig. 88). Die Fibrillenbildung, resp. die dadurch bedingte Exoplasmabildung beginnt da also am unteren Pole der jungen Kolbenzellen. Man muss darin eine Analogie mit den Fadenzellen der Myxine beobachten, an denen die Bildung des gewundenen, hier jedoch nur einfachen Fadens, wie Retzius nachgewiesen, auch vom unteren Pole ausging. Dass die Kolbenzellen aussen von keiner Zellmembran bedeckt sind, ist bereits bekannt.

Vollkommen rätselhaft ist die Rolle der Kolbenzellen bei Petromyzon. Bei Myxine, wo die Fibrillen, wie es scheint, zu einem dickeren Faden zusammengeklebt waren, konnte diese aus der Zelle beim Ablösen derselben isoliert werden und spielte eine Rolle beim Bilden der kolossalen Schleimmassen, die jedem, der Myxinen oder Bdellostomen im frischen Zustande sah, in guter Erinnerung sein werden. Der Schleim wird hier durch diese Fasern gewissermassen zusammengehalten. Bei Petromyzon kann von so etwas natürlich nicht die Rede sein. Die vereinzelt bleibenden Fibrillen können sich hier nicht voneinander trennen, ebensowenig werden hier die Kolbenzellen aus der Epidermis ausgestossen, wie es Foettinger seinerzeit

meinte. Ich selbst habe an vielen Hunderten von Präparaten nirgends das Austreten der Kolbenzellen gesehen, resp. isolierte Kolben beobachtet. Es handelt sich hier also um Tonofibrillen, sicher jedoch um deren Homologa. Vielleicht kommt diesen Zellen, wie es von einigen Autoren vermutet wurde, nur eine Stützfunktion im Inneren der weichen Epidermis zu. Es sind das wahrscheinlich nur Rudimente früher einem anderen Zwecke dienender Zellen, denen jetzt nur diese ziemlich unbedeutende Rolle übrig geblieben ist.

3. Kolbenzellen der Teleostier.

(Textfigur 10, Taf. 13/14, Fig. 93—99, Taf. 15, Fig. 100—108.)

Während man nicht mit Bestimmtheit sagen kann, welche von den Drüsenzellen, die man in der Epidermis der Selachier antrifft und ob überhaupt welche den Kolbenzellen der Petromyzonten entsprechen, kann man in der Teleostierepidermis ihre Homologa ohne weiteres erkennen; sie werden seit längerer Zeit auch allgemein mit dem Namen „Kolbenzellen" bezeichnet. Vier Autoren haben in der neueren Zeit diesen Zellen ihre Aufmerksamkeit gewidmet; es sind dies Maurer (1895), Oxner (1905) und Nussbaum-Kulczycki (1906). Bei diesen kann man die älteren Literaturangaben nachsehen.

Maurer (1895) unterscheidet an den Kolbenzellen eine „schleimig-gallertige", „zuweilen ganz homogene und dann stark glänzende", zuweilen „äusserst fein granulierte" Mantelsubstanz und „einen feinen Hof von hellem körnigem Plasma in der Umgebung des Kernes". Manchmal fehlt dieser und die glänzende Substanz reicht dann bis zum Zellkern. Ausserdem erwähnt er „radiär ausstrahlende feinste Plasmafäden von gleichkörniger Beschaffenheit". Die Hülle soll durch Umbildung des Protoplasmas entstehen. Die Zellen werden als Ganzes abgestossen.

Oxner hat 39 verschiedene Fischarten mit Rücksicht auf die Kolbenzellen untersucht. Die Fadenkörperzellen der Myxine erwähnt er nicht, dagegen vergleicht er die Kolbenzellen der Petromyzonten, die er jedoch selbst nicht untersucht hat, mit denen der Teleostier. Bei Teleostiern kommen die Kolbenzellen „nur bei den Physostomen vor. Eine Ausnahme bildet hier die Familie der Salmoniden, bei welchen die Kolbenzellen gänzlich fehlen." Was die Gadiden und einige marine Acanthopteren betrifft, so hält er es nicht für vollkommen sicher, ob die hier vorhandenen Drüsenzellen „als wirkliche Kolbenzellen zu betrachten sind". Die Kolbenzellen bestehen nach Oxner aus einem „umfangreichen Zelleib von dick- oder zähflüssiger gallertiger Konsistenz. Diese Gallerte ist homogen und stark lichtbrechend. Eine Membran oder ein Ectoplasma kommt nicht zur Ausbildung. Im Innern jeder Kolbenzelle liegen 1—3 grosse Kerne . . . . In manchen Arten von Kolbenzellen ist um den Kern ein feinkörniger oder homogener dunkler Hof vorhanden. Der Hof besteht aus Chromatin. Von dem Hof strahlen in den Leib der Zelle lange oder kurze feine Fäden aus. Bei der Familie der Apodes bildet sich im Inneren der Kolbenzellen ein besonderes Secret aus" (S. 638; Zusammenfassung). Bei Cobitis bildet sich die homogene „schleimig-gallertige Masse" in dem peripheren Teile der Zelle und „indem sie allmählich an Menge zunimmt, wird der plasmatisch bleibende Teil des Zellkörpers mehr und mehr eingeengt und umgibt den Kern noch als feine Zone" (S. 611); in anderen Fällen, bei Amiurus z. B., entsteht der dunkle homogene Hof um die Peripherie des Kernes später und „sendet zunächst einige wenige Fäden in das ihn umgebende Plasma der Zelle aus; bei älteren Zellen werden diese Fäden sehr lang, fein und verzweigt." Bei Cyprinus carpio sieht man rings um die Kerne „einen ganz hellen Hof, der sich in keinem Falle tingieren lässt". „Es ist wahrscheinlich, dass der helle

Hof aus in das Plasma der Zelle hindurchdiffundiertem Kernsaft besteht“ (l. c. S. 627). Eine besondere Abart der Kolbenzellen sind die secretführenden Kolbenzellen von Conger, Anguilla und Leptocephalus. Nach den Beobachtungen an Conger zu schliessen, bilden sich die Secretkügelchen im Innern des Zellkernes, fliessen zusammen und treten aus dem Kerne. Im Zellplasma sind sie von einem hellen, sich nicht färbenden Hof umgeben. Die Zellen können als ganzes ausgeschieden werden. Er konnte den Vorgang bei Amiurus beobachten.

Oxner gibt in seiner Arbeit keine Deutungen der einzelnen Bestandteile der Zelle; dies versuchen Nussbaum-Kulczycki; sie erklären die Sache jedoch in einem Sinne, der den Deutungen Maurers, an die sich Oxner im ganzen angeschlossen hat, diametral entgegenstehen.

Nussbaum und Kulczycki (1906) halten „die homogene Plasmasubstanz der Kolbenzellen nicht wie Maurer für das Secret, sondern für das etwas modifizierte, und zwar eine mehr homogene Konsistenz erhaltende und stärker lichtbrechende Plasma der Zelle, die körnchenhaltende, viel hellere und bedeutend flüssigere Substanz, die sich direkt um den Kern anhäuft, dagegen für die erste Spur des Secretes, im Gegensatze zu Maurer, der bei Barbus eben diese Substanz für den plasmatisch bleibenden Teil der Zelle hält“ (l. c. p. 346). Die Fortsätze des inneren Plasmas betrachten die genannten Autoren als Secretströme. Das Secret soll aus der Zelle austreten und an der Oberfläche derselben „mantelartig die Zelle umgebende Anhäufungen“ bilden. Bei Anguilla sieht man, von der centralen, perinuclealen Secretanhäufung ausgehend, zahlreiche, fein sich verästelnde Kanälchen, welche fast den ganzen Zellkörper durchsetzen. Dieses „System von Fäden und Kanälchen“ halten die Autoren „für Bildungen, die mit der Secretion der Drüse innig zusammenhängen, was aus dem Verhalten derselben gegenüber der Secrethöhle der Zelle klar hervorgeht“ (l. c. S. 351).

Über die Entwickelung der Kolben liegen Beobachtungen von Maurer (1895) und Oxner (1905) vor. Nach Maurer soll bei Barbus der Vorgang „dem Verhornungsprozess ähneln, indem die Umbildung im Plasma selbst erfolgt, ohne direkte Beteiligung des Kernes und zunächst in den oberflächlichen Teilen, so dass gleichsam eine dicke Zellhülle entsteht." (L. c. p. 611.) Oxner fand bei Cobitis etwas Ähnliches. Er erwähnt „einen peripheren, nach innen zu wachsenden Mantel", durch den das eigentliche Protoplasma auf einen „hellen Hof" eingeengt wird. Nussbaum hat die Entwickelung der Zellen nicht berücksichtigt, sonst müsste er erkannt haben, dass sein „Plasma" später entsteht als das, was er für Secret hält.

Ich selbst habe die Kolbenzellen bei Anguilla, Ophidium, Cobitis und bei Amiurus catus nach verschiedenen Fixierungen, die letzten auch frisch untersucht.

Ich unterscheide an den Kolbenzellen ein Exoplasma und ein Endoplasma, und erblicke in ihnen einen besonderen Beleg für einige Seiten der Exoplasmalehre. Die Zellen sind ursprünglich rein protoplasmatisch, und ihre Substanz verändert sich später grösstenteils oder ganz in ein Exoplasma. Nach den Beobachtungen von Maurer und Oxner zu schliessen, kann dies manchmal (Cobitis) so geschehen, dass sich an der Oberfläche der Zellen eine mantelartige Hülle bildet, die dicker und dicker wird und schliesslich bis nahe zum Zellkern reicht, ein anderes Mal, und dies jedenfalls in den meisten Fällen wandelt sich die grösste Masse des Zelleibes plötzlich in ein Exoplasma um, und nur das Innere der Zelle, die unmittelbare Umgebung des Zellkerns bleibt im ursprünglichen Zustande. Manchmal verändert sich die ganze Zellmasse, und der Kern liegt dann inmitten des Exoplasmas. Im letzteren Falle kann sich, und dies geht aus den Beobachtungen von Oxner hervor, an der Peripherie des Zellkerns durch seine Tätigkeit neues Endoplasma bilden.

Dass die homogene, nach Maurer und Oxner schleimig gallertige Substanz der Zelle durch direkte Umwandlung des Protoplasmas entsteht, wird von allen Autoren zugegeben, auch Nussbaum-Kulczycki, die in ihr allein das Zellplasma erblicken wollen, müssen doch anerkennen, dass es sich nicht um normales Cytoplasma handeln kann. Um einen reinen Ausscheidungsprozess handelt es sich da nicht. Niemand hat gesehen, dass sich das Plasma vielleicht an der Zelloberfläche auflösen und wie ein Secret verhalten würde, höchstens müsste es samt der Zelle aus dem Epithel ausgeschieden werden, doch darauf kommen wir unten noch zurück. Dass es sich da um verändertes Plasma handelt, wird also allgemein anerkannt. Anders ist es mit dem inneren Plasma der Zelle, welches an der Peripherie durch Umwandlung die Secretmasse liefert und sich nur im Inneren der Zelle erhält. Oxner spricht sich zwar nirgends näher über diese Sache aus, doch auch er hält an der Deutung von Maurer fest. Der „dunkle Hof“, wie er es meistens nennt, der entweder „gleichmässig homogen“, wie bei Amiurus, oder „dicht feinkörnig“, wie bei Silurus, und der „in das umgebende Protoplasma ein Netz von zahlreichen feinen Fäden aussendet“, soll auch nach ihm die Bedeutung einer weiteren Differenzierung im plasmatischen Körper des Kolbens haben (l. c. p. 609). Derselbe erwähnt anderswo die mit Chromatinfarbstoffen tingierbaren Secretkörnchen, die sich in ihm befinden (l. c. p. 627). Nur Nussbaum und Kulczicki sind einer anderen Ansicht.

Soviel ich die Sache beurteilen kann, handelt es sich da in jedem Falle um Protoplasma, welches meistens stark durch Secretgranula durchsetzt ist, und sich manchmal dem Beobachter wie eine reine Secretansammlung präsentiert. Man kann übrigens verschiedene Fälle unterscheiden: Manchmal ist das Endoplasma vollkommen oder fast vollkommen rein, so dass es demjenigen der Kolbenzellen von Petromyzon,

in dem man bekanntlich ebenfalls keine nennenswerten Secretkörner beobachten kann und dessen Fortsätze sicher nicht den Wert von Secretströmen haben, gleicht. Solchen Fall habe ich z. B. bei Cobitis (Tafel 15, Figur 108) beobachtet. Ein anderes Mal sind im Endoplasma reichliche, dicht liegende grosse Secretkörner vorhanden, so dass das eigentliche Plasma fast vollkommen unsichtbar bleibt (Taf. 15, Fig. 102). Auch in



Fig. 10.

Die Oberfläche der Epidermis von Amiurus catus mit einer Kolbenzelle und einer Schleimzelle. Fixierung mit Chromsäure-Formol. Färbung mit Eisenhämatoxylin. Zeiss. Immers. 1/12. Oc. 4.

solchen Fällen, wo das Plasma viele Secretkörner enthält (Textfigur 10), muss es sich nicht immer von dem der gewöhnlichen (typischen) Epidermiszellen unterscheiden. Ich habe z. B. lebende Kolbenzellen von Amiurus untersucht (Taf. 15, Fig. 100, 101), und fand, dass das Endoplasma mit seinen zahlreichen Granulen vollkommen denselben Habitus hat, wie das Endoplasma der benachbarten Deck- und Stachelzellen, die sicher keine Secretzellen sind. Alles dies spricht entschieden dagegen, dass es sich da um reine Secretmassen handeln würde.

Höchst merkwürdig ist der von Nussbaum-Kulczycki zuerst hervorgehobene Umstand, auf den neuestens Nordquist (1908) aufmerksam macht, dass die Kolbenzellen gewisser Teleostier (Nordquist erwähnt da Tinca vulgaris) die perinucleale Masse — unser Endoplasma — aus dem Zelleninneren nach aussen austreten lassen, so dass sie sich dann in dem pericellulären Raume ansammelt und mantelartig die Zelle umschliesst. Ich habe etwas Ähnliches ganz deutlich bei Ophidium barbatum beobachtet und stelle eine solche Zelle in meiner Fig. 94, Taf. 13/14 dar. Die betreffende Zelle enthält ausser dem kleinkörnigen Endoplasma noch grosse Secretgranula, welche in ihrem Inneren bleiben. Ich erkläre mir die höchst eigentümliche Erscheinung durch die Annahme, dass das Endoplasma stark von Secretstoffen gefüllt ist, welche im Inneren der Zelle nicht mehr Platz finden können. Die Secretmassen müssen sich durch das Exoplasma hindurch die Bahn brechen (so entstehen auch einige Fortsätze der Endoplasmazelle), und giessen sich dann nach aussen aus. Das flüssige Endoplasma, das mit den Secreten dicht durchmischt ist, tritt dabei ebenfalls aus der Zelle nach aussen.

Das Endoplasma verhält sich gegenüber dem Exoplasma manchmal sehr selbständig. Ich habe sowohl bei Amiurus, wie bei Cobitis und Anguilla öfters Kolbenzellen beobachtet, in deren Innerem sich das Endoplasma von der exoplasmatischen Hülle abgelöst hat und sich als eine selbständige Endoplasmazelle repräsentiert. Auch die feinen fadenförmigen Fortsätze, die ich besonders bei Ophidium und bei Anguilla beobachten konnte — bei Cobitis und Amiurus fehlen solche — verhalten sich ziemlich selbständig. Die Endoplasmazelle der Kolbenzellen verhält sich in mancher Beziehung so wie eine in Grundsubstanz eingeschlossene Grundsubstanzzelle, z. B. eine Bindegewebszelle. Dasselbe haben wir schon bei denen der Petromyzonten hervorgehoben (vergl. Taf. 13/14, Fig. 95, 99, Taf. 15,

Fig. 102, 107). Sogar Teilungen der Endoplasmazellen habe ich und zwar bei Amiurus beobachtet (vergl. Taf. 15, Fig. 104—106).

Wir kommen jetzt noch einmal zu dem Exoplasma zurück. Es handelt sich in ihm um eine oberflächliche Schichte von veränderten Protoplasma, welche entschieden fester ist, als das innere Endoplasma mit seinem Zellkern. Dieses Exoplasma ist, wie alle neueren Autoren angeben, und wie ich es auch finde, an seiner Oberfläche nackt. Die Zellbrücken, welche die Kolbenzelle mit anderen Zellen verbinden, gehen direkt von seiner Substanz ab. Bei Teleostiern kann man in ihm nur ausnahmsweise jene fibrilläre Struktur, welche für die Zellen der Cyclostomen so charakteristisch war, beobachten. Ich fand eine solche einigemal bei sog. Monté (Anguilla, Taf. 13/14, Fig. 95) deutlich ausgebildet. Es ist entweder vollkommen homogen oder sogar fein, seltener etwas gröber granuliert. Es lassen sich wichtige theoretische Erwägungen an dieses Exoplasma anknüpfen. Man sieht an den Kolbenzellen der Teleostier, dass das Protoplasma an seiner Peripherie oder bis zu seinem Kerne sich verdichten kann, ohne dass es Fibrillen bilden muss[1]). Die bisherigen Fälle und auch diejenigen der Kolbenzellen der Cyclostomen waren in dieser Beziehung nicht überzeugend genug. Immer konnte man bei den verschiedenen Exoplasmen, den Zellmembranen daran denken, dass in den verdichteten Plasmapartien, auch dort, wo sie direkt nicht sichtbar sind, Fibrillen enthalten sind, und dass sich die ganze Exoplasmabildung einfach an Fibrillenbildung überführen lässt. Jetzt endlich haben wir einen Fall kennen gelernt, an dem es meist ausgeschlossen ist, dass sich an der Exoplasmabildung Fibrillen beteiligen würden; das Exoplasma der Kolbenzellen der Teleostier ist ja

[1]) Genau so fand ich es ehemals (1903 b) in gewissen Formen des epidermoiden Chordagewebes. Dass da Fibrillen nur maskiert sein sollen, ist nicht wahrscheinlich!

manchmal granulär gebaut und von gallertiger Konsistenz — auch der Polarisationsapparat müsste uns an so grossen Gebilden die Struktur entdecken, wie er es ja bei Kolbenzellen von Petromyzon tut. Von allem diesem kann hier keine Rede sein, es handelt sich einfach um verändertes Protoplasma, gegenüber welchem sich das übrig bleibende Endoplasma in weiten Grenzen selbständig, so etwa wie eine Bindegewebszelle gegenüber einer Grundsubstanz verhält. Jedenfalls könnte jemand einwenden, dass es sich da um einen ganz anderen Fall als beim Grundsubstanzgewebe handelt, die Kolbenzellen sind doch Drüsenzellen, doch dieser Einwand kann nicht aufrecht bleiben. Die Grundsubstanzzellen sind ja auch, und vielleicht in den allermeisten Fällen Drüsenzellen, welche in die Grundsubstanzen, besonders am Anfang der Bildung derselben gewisse Stoffe ablagern. Man kann nur die sog. Osteo- und Odontoblasten erwähnen, die ja wirkliche Drüsenzellen sind.

Es bleibt schliesslich noch übrig einige Worte über die Bedeutung der Kolbenzellen zu sagen. Oxner veröffentlicht Beobachtungen (l. c. p. 618), aus denen hervorgeht, dass die Kolbenzellen als Ganzes aus dem Epithelverbande austreten können, worauf ihre Substanz als Drüsensecret dem Organismus auf irgendwelche Weise, er bespricht z. B. ausführlich die Rolle, welche die Kolbenzellen beim Heilen von Wunden bei Silurus spielen, dienen. Ausserdem gibt es Kolbenzellen, er beschreibt solche von Conger, Leptocephalus und Anguilla, welche besondere Secrete bereiten, die im flüssigen Zustande aus der Zelle und dem Epithel austreten. Nussbaum-Kulczycki glauben nur, dass die Zellen nur „unter Umständen“ als Ganzes abgestossen werden können. Ich selbst bin derselben Meinung. Ich erinnere daran, was ich bereits beim Besprechen der Kolbenzellen von Petromyzon gesagt habe, dass man nämlich niemals Kolbenzellen an der freien Fläche der Epidermis findet. Wo man bei Teleostiern etwas Ähnliches

findet, kann man niemals sicher sein, dass es nicht durch Wirkung der Fixierungsflüssigkeiten, oder, und dies ist noch eher möglich durch den beim Fange oder beim Präparieren angewandten Druck, oder durch Beschädigung der Epidermis überhaupt, nicht geschehen ist. Es ist auch sonst durchaus unmöglich das Exoplasma der Kolbenzellen der Teleostier mit gewöhnlichen Secreten in eine Reihe zu stellen, es ist ja mit der Fibrillenmasse von Petromyzon resp. mit der Fadenmasse der Myxine, welche eine ganz andere Bedeutung haben, welche ja auch keine Secrete waren, homolog. Das einzige, was in den Zellen secernieren kann, ist das Endoplasma resp. wie die Beobachtungen von Oxner zeigen, sein Zellkern. In dieser Beziehung nähere ich mich wieder ganz nahe den Ausführungen von Nussbaum-Kulczycki, von denen ich mich oben weit entfernt habe; die Secrete bilden zwar nicht allein den Inhalt der Zelle, aber werden ausschliesslich hier unter Mitwirkung des Zellkernes bereitet und hier abgelagert, bevor sie aus der Zelle treten. In dieser Beziehung können die bisher von uns absichtlich beiseite gelassenen, von Nussbaum und Oxner genau beschriebenen Secreterscheinungen, die man an den Kolbenzellen von Conger und von Anguilla beobachten kann, erwähnt werden. Der Secretionsprozess, der bei Amiurus, bei Cobitis und bei anderen von Oxner genauer untersuchten Formen nur zur Bildung kleiner Secrettropfen führte, lässt hier grosse Secretschollen entstehen, welche bei Anguilla manchmal das ganze Innere der Zelle füllen, und das Endoplasma samt dem Zellkern verdrängen (Taf. 13/14, Fig. 99). Dasselbe wie bei den genannten Formen habe ich auch bei Ophidium barbatum beobachtet (Taf. 13/14, Fig. 94). Es scheint, dass die Kolbenzellen in ihrer Entwickelung hier eine vollkommen andere Richtung eingeschlagen haben.

II. Allgemeiner Teil.

A. Die Epidermis der Vertebraten.

I. Die Differenzierung in Zellen — Zellbrücken und Zellücken.

Im Laufe der letzten Decennien wurde wiederholt auf die verschiedenen Fälle der syncytialen Zustände im Tierkörper hingewiesen und einige Autoren — ich nenne hier Sedgwick, Whitmann und Delage wollten in ihnen den ursprünglichen Zustand des Protoplasmas erblicken, während die celluläre Differenzierung des Plasmas nach ihnen einen secundären vorstellen würde. Die Bestrebungen dieser Autoren, welche darauf gerichtet waren, die bisherige, auf die primäre Natur der „Zellen“ Nachdruck legende Cellulartheorie zu stürzen, waren bekanntlich nicht gerade mit Erfolg begleitet. Durch den Nachweis der plasmatischen Natur der Grundsubstanzen, welcher hauptsächlich erst aus der neuesten Zeit datiert, wurden zwar die oben genannten Autoren scheinbar in ihren Annahmen unterstützt, aber bei genauem Erwägen des Sachverhaltes wird man auch jetzt immer den Umstand betonen müssen, dass ungeachtet aller syncytialen und symplasmatischen Zustände die Zellen ursprünglich und als primäre Bildungen da sind, während sich die Syncytien und die extracellulären Plasmen erst secundär im Tierkörper bilden.

Wenn man von den hier zuletzt entscheidenden Gründen der Embryologie absieht, spricht zugunsten der Ansicht von der primären Natur der Zellendifferenzierung am meisten die Tatsache der unverkennbaren Hartnäckigkeit, mit der sich in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle, und dazu auch dort, wo es nicht unumgänglich sein müsste, die Zellen voneinander

differenzieren. Sehr gut bemerkt man dies z. B. in verschiedenen Epithelien, wo das Plasma doch gerade so gut syncytial wie in Zellen differenziert auftreten könnte und wo trotzdem die intercellularen Scheidewände, und nach deren Spaltung die Pelliculen und Zellmembranen, resp. die Zellbrücken auftreten. Man kann sich ja durchaus nicht darauf berufen, dass die Scheidewände usw. nur deshalb auftreten, damit das sonst weiche Gewebe eine Stütze erhalte und vollkommen verfehlt wäre es, wenn man in der Zellendifferenzierung nur einen Vorgang erblicken wollte, der darauf abzielt, damit die Protoplasmapartien besser ernährt werden könnten. Anderswo kommen doch aus viel grösseren Plasmamassen, als sie unsere Epithelien vorstellen, bestehende Gewebe vor, in denen besondere Ernährungswege, wie sie die Lücken eventuell[1]) vorstellen können, vollkommen fehlen, und was die Zellwände betrifft, so wird niemand behaupten wollen, dass es wegen ihrer zu der Zelldifferentiation kommt; es handelt sich also ganz sicher um einen Prozess primärer Natur. Neben den Epithelgeweben kann man auch einige Gewebe mit netzartig angeordneten Zellen anführen, z. B. das Mesenchymgewebe der Vertebraten oder verschiedene Bindegewebsarten, in denen man — besonders in den ersteren — trotz des allseitigen Zusammenhanges des Protoplasmas immer noch von „Zellen" sprechen kann und ganz deutlich sieht, dass es nicht allein die Zellkerne sind, welche die Existenz des Zellganzes bedingen. Man ist vielfach gewohnt, die zuletzt erwähnten Zustände unter den Begriff der Syncytien einzureihen und besonders oft tun dies die amerikanischen Autoren; ich selbst halte dies nicht für berechtigt und stehe auf dem Standpunkte, dass man von Syncytien nur dort sprechen darf, wo die Plasma-

[1]) Immer jedoch erst dann, nachdem die Intercellularlamellen zu wirklichen „Zellbrücken" geworden sind!

massen vollkommen oder doch so verbunden sind, dass sich da bestimmte Gebilde überhaupt nicht unterscheiden lassen.

Ich komme jetzt zu unserem speziellen Fall, der Epidermis der Vertebraten. Gerade das Epithelgewebe, um dessen eine Abart es sich hier handelt, wird für ein Gewebe gehalten, in dem besonders leicht und häufig der syncytiale Zustand eintritt und in der Tat kennt man besonders von Evertebraten eine grosse Reihe von solchen Fällen. In anderen Fällen, von denen etwas Ähnliches behauptet wird, muss es dem jedoch — und dies ist meine Meinung — nicht so sein. Die Zellgrenzen, Scheidewände, resp. wo es sich um ganz nackte Zellen handelt, die Intercellularlücken können so unansehnlich sein, dass sie unserer Aufmerksamkeit entgehen, und besonders ist es an unpassend fixierten und gefärbten Objekten möglich. Es ist so vollkommen möglich, dass man von den in der Literatur angeführten Fällen noch eine Reihe wird ausscheiden müssen.

Bei meinen Untersuchungen[1]) fand ich sowohl in den jüngsten wie in älteren Entwickelungsstadien immer die Zellen deutlich voneinander differenziert, und der einzige Fall, in welchem ich in betreff der Zellendifferenzierung im Zweifel sein konnte — er bezog sich auf die caudale Partie der schnell in die Länge ausgewachsenen Petromyzonembryonen (S. 34) — liess sich durch gewisse Umstände leicht erklären. Es handelte sich um ein secundär entstandenes Syncytium, welches übrigens sogleich in Zellen zerfallen musste. In den fertigen Geweben fand ich die Zellen überall mit der grössten Deutlichkeit voneinander differenziert und nur einmal (Scorpaena porcus) fand ich Bilder, welche dafür zu sprechen schienen, dass hier die Zellmembranen (nicht also ganze Zellen) miteinander primär zusammenhängen.

[1]) Unter anderem habe ich die embryonalen Zustände der Epidermis bei Petromyzon, bei Lophius und bei Bufo an ganz jungen Entwickelungsstadien — bei Petromyzon und Bufo von der Neurula an — untersucht.

Obzwar also die Differenzierung in Zellen im Epidermisgewebe primär ist, müssen es nicht die sogen. Zellbrücken sein. Jedenfalls wurden solche von verschiedenen Autoren (Hammar [1897], Klaatsch [1898], Vejdovský-Mrázek [1903] u. a.) schon zwischen den Blastomeren gefunden, aber sie können, wie z. B. die von mir untersuchten jungen Stadien von Petromyzon zeigen, von denen ich anderswo (S. 30) näher berichte, später ganz in den Hintergrund treten. Bei weiteren Zellteilungen bilden sich in den darauffolgenden Stadien nur dünne Scheidewände und erst später, gegen das Ende der Embryonalzeit zu, kommt es infolge der Spaltung dieser Scheidewände zum Entstehen von neuen Zellbrücken, welche jetzt die Spezialpelliculen der einzelnen Zellen, nicht dagegen das innere Zellplasma verbinden. Dasselbe gilt auch vom Chordagewebe, welches ebenfalls erst später seine Intercellularstrukturen erhält. Wie man seit den bekannten Untersuchungen von F. E. Schulze (1896) weiss, sind diese secundären Intercellularverbindungen anfangs nicht fadenförmig, wie wir sie später zu sehen gewohnt sind. Die Intercellularlücken bilden sich zwischen den Zellen in der Gestalt einer Vacuolenschichte und die Zellbrücken stellen zuerst ein System von feinen, zwischen den Zellen aufgespannten Lamellen dar. Erst später zerreissen diese zu den gewöhnlichen Zellbrücken. Die Angaben Schulzes wurden für das junge Epidermisgewebe der Säugetiere von Foa (1900) bestätigt und ich selbst finde etwas Ähnliches in einer ganzen Reihe von Fällen (S. 149), so dass es scheint, dass es sich da um eine allgemein verbreitete Erscheinung handelt. Im fertigen Epithelgewebe findet man immer nur fadenförmige Zellbrücken, welche die Zellmembranen miteinander verbinden und nur einmal, in dem hohen Epithel der oberen Wand der Mundhöhle von Chimära, fand ich (1903) — und zwar nur in den obersten Zellschichten — die früher erwähnten Lamellensysteme zwischen den Zellen.

Die Intercellularlücken des Epidermisgewebes enthalten gar keinen festeren Inhalt, und nur in einem einzigen mir bekannten Falle, in den Epidermiszellen aus höheren Schichten der verhornenden Anlage der Hufe von jungen Säugetierfetussen, sind sie durch eine festere Masse ausgefüllt[1]). Bei Selachiern hie und da auch bei Petromyzon, kann man zwischen den Zellen Coagulate nachweisen, welche sich sicher auf die hier während des Lebens enthaltene eiweisshaltige Flüssigkeit zurückführen lassen (S. 103). Sehr gut kann man sich davon, dass zwischen den Zellen keine festere Grundsubstanz abgelagert ist, in solchen Fällen überzeugen, wo die Lücken etwas verbreitert sind und am besten ist dies in den modifizierten Epidermisarten, wo die Zellen weit voneinander liegen, möglich. Zwischen den sternförmigen Zellen sieht man hier höchstens feine, durch Zersplitterung der lang ausgezogenen Zellbrücken entstandene Netze. Nur in der Schmelzpulpa der Flossenstacheln von Spinax verdichtet sich jene Intercellularflüssigkeit auffallender (S. 108).

Einen wichtigen Bestandteil des Epidermisgewebes stellen die Tonofibrillen („Protoplasmafasern" von Kromayer) vor. Ursprünglich handelt es sich in den Tonofibrillen um Organula der einzelnen Zellen, aber in unserem Falle, wie in vielen anderen, verlaufen die Fibrillen von einer Zelle zur anderen, ohne dass sie sich dabei um die Grenzen der Zellen, in deren Plasma sie entstanden sind, etwas zu kümmern haben. Man kann wirklich nicht anders, als in ihnen besondere Elemente des fertigen Gewebes zu erblicken, welche man den Zellen zur Seite stellen kann (vergl. meine Abh. v. J. 1902 b, S. 9).

II. Das Protoplasma der Epidermiszellen (Exoplasma, Endoplasma, Tonofibrillen).

Die ganze Epidermiszelle besteht aus Protoplasma, welches somit auch die Grundlage ihrer Zellmembran, der Deckplatte

1) Weitere Untersuchungen darüber würden jedenfalls sehr erwünscht sein!

(Cuticularsaum) und der Basalstrukturen bildet. In diesem Protoplasma lässt sich Caryoplasma vom Cytoplasma unterscheiden, und im Cytoplasma kommt es meist zur Differenzierung von Endoplasma und Exoplasma. Gerade das letztere von diesen ist es, welches die oben genannten Schutzorgane der Zelle bildet. Ausser diesen Bestandteilen kann man in der Zelle (abgesehen von vielen anderen, welche uns hier nicht interessieren) noch die Tonofibrillen beobachten, Fibrillen nämlich, welche ein Stützgerüst der Zelle bilden. Die Tonofibrillen entstehen auf der Grundlage einer primitiveren Struktur des Protoplasmas, haben daher mit einer Elementarstruktur nichts zu tun, wie es Flemming seinerzeit angenommen hat. Die Substanz, aus der sie bestehen, stellt uns wieder eine andere Art des Protoplasmas vor, für welche bisher eine besondere Bezeichnung fehlt[1]). Man kann sie mit anderen fibrillären Strukturen des Protoplasmas, den Myofibrillen und Neurofibrillen, in eine Reihe stellen, und die Bindegewebsfibrillen sind nur eine höher spezialisierte Abart von ihnen.

1. Das Exoplasma.

Die Grundform, in der das Exoplasma in den Epidermiszellen auftritt und von der sich andere ableiten lassen, ist die Zellmembran, die manchmal nach dem Vorschlage von F. E. Schulze (1896) — nicht passend — auch mit dem Namen „Pellicula“ bezeichnet wird[2]).

Diese „Zellmembran“ wird seit der Zeit, wo man die grosse Bedeutung des Protoplasmas kennen gelernt hat (Max Schultze u. a.), meistens einfach für ein „Produkt“ der Zelle

[1]) Es handelt sich um das „Paraplasma“ von Kupffer.

[2]) F. E. Schulze benützt den Namen „Zellmembran“ als einen Gesamtnamen für eine Reihe von Bildungen: Pellicula, Crusta und Cuticula. In der vorliegenden Arbeit wird der Namen in dem ursprünglichen Sinne angewendet.

gehalten, und zwar stellt man sich vor, dass sie von der Oberfläche des ursprünglich nackten Protoplasmakörpers der Zellen ausgeschieden wird. Dies ist die gewöhnliche Auffassung, die seit den fünfziger Jahren in den meisten Lehrbüchern der Histologie vertreten wird. Sehr bald kam man zu der Erkenntnis, dass man unmöglich alle Zellmembranen und ihnen ähnliche Oberflächenschichten für einfache Secrete der Zellen halten kann. Am deutlichsten hat diese Erkenntnis bei Leydig (vgl. z. B. „Zelle und Gewebe", 1885) Ausdruck gefunden. Er unterscheidet wirkliche „Zellmembranen", welche nach ihm durch Umbildung oder Verdichtung des Protoplasmas an der Zelloberfläche entstehen sollen, und „Cuticulen", welche allein durch Secretion entstehen. Noch weiter ging Renaut (1886), von dessen Ansichten anfangs genauer berichtet wurde; er hält alle Zellmembranen, Krusten, sowie auch die bei Vertebraten vorkommenden Cuticularbildungen für Modifikationen des Protoplasmas und benützt da zuerst den der Protistologie entlehnten Namen „Exoplasma". Die Ansichten dieser Autoren haben wenigstens in einen Teil der Literatur Eingang gefunden und so werden heute wenigstens alle breiten oberflächlichen Schichten und Bildungen zum Protoplasma gerechnet. Trotzdem findet immer noch die alte Lehre ihre Vertreter. So hält — um einige Autoren zu nennen — Wilson in seinem Buche über die Zelle (1900) die Zellmembranen einfach für „metaplasmatische Produkte" der Zellen und O. Hertwig rechnet sie noch in seiner neuen „Allgemeinen Biologie" (1906) zu den „äusseren Plasmaprodukten", welche er den „inneren", unter denen z. B. Dotterkörner und Stärkekörperchen figurieren, entgegenstellt. Von anderen Seiten (von F. E. Schulze z. B. selbst; 1896 b) wird direkt darauf hingewiesen, dass wir eigentlich wenig Sicheres über die Bedeutung der Zellmembranen wissen.

Die Schwierigkeiten, mit denen man beim Beurteilen der

Zellmembranen und der anderen oben bezeichneten Gebilde zu kämpfen hat, erklären sich, soviel ich zu erkennen vermag, dadurch, dass sich an der Bildung derselben wenigstens drei verschiedene Prozesse beteiligen, welche meist gleichzeitig vor sich gehen, so dass die Gebilde von Anfang an so aussehen, als ob sie dem inneren Protoplasma der Zelle vollkommen fremd wären. Es handelt sich da um folgendes:

1. Um die eigentliche Exoplasmabildung, das ist um eine Sonderung des äusseren etwas dichter gebauten und festeren Protoplasmas von demjenigen, welches die Mitte der Zelle einnimmt (die Unterschiede sind oft ganz unbedeutend).

2. um Secretionsprozesse, resp. um chemische Umwandlungen, durch welche meistens von Anfang an dieses Exoplasma so stark verändert wird, dass es dem inneren Plasma fremd wird, und

3. um Bildung von Tonofibrillen, welche meist von Anfang an und massenhaft in der Oberfläche der Zelle oder in deren oberflächlichen Plasmapartien entstehen und das ursprüngliche Protoplasma verdecken können.

Die richtige Beurteilung dieser Verhältnisse ist nur durch den Vergleich solcher Fälle möglich, in denen sich der eine oder der andere dieser Prozesse allein oder von den anderen möglichst wenig beeinträchtigt verfolgen lässt. Die Bauweise des Exoplasmas und dessen Beziehungen zum inneren Zellplasma lassen sich ausserdem an solchen Stellen am besten beurteilen, wo es sich um b r e i t e Zellmembranen, Krusten oder Cuticularbildungen (Deckplatten) handelt.

Die allererste Stufe der Membranbildung stellen, wie allgemein anerkannt wird, minimale, den physikalischen Oberflächenhäutchen sehr ähnliche Verdichtungsschichten dar, welche nicht anders als durch Verdichtung der Elementarstruktur des Protoplasmas an der den äusseren Einflüssen ausgesetzten Oberfläche des Protoplasmas entstehen. Eine Reihe von angeblich

„nackten“ Zellen ist in der Tat von solchen Membranen begrenzt, und so erklärt man sich, dass ihr Protoplasma, wenn die Zellen in Berührung kommen, nicht so leicht zusammenfliesst, als es sonst der Fall sein müsste. Es ist klar, dass es da nicht bei einer physikalischen Erscheinung bleiben kann, vielmehr beteiligen sich an der Bildung der Grenzmembranen gewisse chemische Prozesse, und hat der Prozess jedenfalls auch seine vitalistische Seite. Es ist fast unmöglich zu unterscheiden, wo es sich um eine einfache Grenzmembran und eine minimal dünne Zellmembran oder Pellicula handelt. Intra vitam lassen sich solche Membranen nicht gut beobachten und an fixierten Objekten muss man immer mit Fällungen des Protoplasmas an der Oberfläche rechnen. Ich bezeichnete vielfach im speziellen Teile dieser Abhandlung die dünnsten Zellmembranen des Epithelgewebes mit dem Namen „Pellicula“, welchen ich überhaupt für solche dünne, noch fibrillenfreie Wände vorschlagen würde. Solche Pelliculen kann man immer in den jüngsten Entwickelungsstadien finden. Junge Epidermiszellen der Embryone aller von uns in dieser Beziehung untersuchten Gruppen sind immer von einer minimal dünnen Wand umgeben (S. 31, 94, 147). Diese Wände bilden sich bei Zellteilungen selbstverständlich secundär; zuerst erscheint natürlich an der Teilungsfläche eine einheitliche Wand, die sich erst mit dem Erscheinen der Intercellularlücken in zwei den Zellen zugehörende Spezialwände teilt. Diesen Umstand hat schon F. E. Schulze (1895) hervorgehoben, welcher darauf aufmerksam macht, dass die Intercellularlücken an den von ihm in dieser Beziehung untersuchten Objekten inmitten einer einheitlichen Scheidewand entstehen. Der Modus, auf den bei der Zellteilung die Pelliculen entstehen, spricht entschieden dagegen, dass es sich in ihnen um rein physikalische Grenzschichten handeln könnte.

In entwickelten Geweben der von uns hier berücksichtigten

Reihe sind solche minimal dünne Pelliculen eine ziemlich grosse Seltenheit. Eigentlich kann man hier nur diejenigen der Ameloblasten der Selachier (S. 109) und jene der Basalzellen der Säugetiere nennen.

Eine weitere Stufe der Zellmembranbildung konnte z. B. bei Amphioxus (S. 15) beobachtet werden, dessen Epidermiszellen deutlich doppelt konturierte, wenn auch immer noch sehr dünne oberflächliche Membranen besitzen, in welchen bereits Tonofibrillen enthalten sind. Dies sind schon Zellmembranen, welche sich schon über den ursprünglichen Zustand einer einfachen „Pellicula" erhoben haben. Diese Zellmembranen haben vollkommen so ein Aussehen, als ob sie vom Protoplasma der Zelle ausgeschieden wären und verhalten sich auch gegenüber ihm ziemlich fremd. Das letztere schrumpft z. B. unter Umständen im Innern der Zelle und trennt sich dabei glatt von der Zellmembran (S. 16). Auf welche Weise hier diese Zellmembranen entstanden sind, lässt sich da nicht direkt beobachten, doch soviel ist sicher, dass sie ebenfalls aus umgewandeltem Plasma bestehen. Auch dann, wenn man sich nicht auf die Analogien mit anderen Zellenarten der höheren Vertebraten berufen will, kann man an die exoplasmatische Natur der Membranen daraus schliessen, dass sich schon ausserhalb von ihnen eine kompliziert gebaute Deckplatte befindet, welche unmöglich für ein Secret der Zellen gehalten werden kann.

Noch dicker als bei Amphioxus wird die Zellmembran in der Epidermis der meisten Cranioten z. B. um einen niedrigen Typus zu nennen, bei den Cyclostomen. Die früher spärlichen Tonofibrillen sind hier in grosser Menge vorhanden und präsentieren sich hier in der Form der bekannten „Protoplasmafaserungen" (S. 40). Auch hier hat die Zellmembran die Form einer gegen das Zelleninnere scharf umgrenzten und dem Endoplasma, welches sich in seinem Inneren sogar teilen kann (S. 64), scheinbar vollkommen fremden Schichte, und doch handelt es sich

hier wieder um nichts anderes, als um peripheres Zellplasma, welches auf die oben bezeichnete Weise umgewandelt ist.

Die exoplasmatische Natur dieser Zellmembran erkennt man am besten dort, wo die Substanz, aus der sie besteht, in grösseren Massen angesammelt ist. Solche Ansammlungen des Exoplasmas findet man in der Regel an den Polen der meistens länglichen Stachelzellen der Epidermis, in dem Basalteile der Basalzellen und an der freien Fläche der Cuticularzellen, wo sie auf eine eigentümliche Weise umgewandelt, die bekannte Deckplatte bilden. Ausserdem findet man gewisse Fälle, in denen das gesamte Exoplasma der Zelle in ausserordentlich breiten Schichten auftritt und wo sich infolgedessen sein Verhalten besonders gut verfolgen lässt. Ich nenne hier z. B. die Epidermiszellen der unteren Schichten der Hornzähne von Petromyzon (S. 44), die Epithelzellen der Cornea der Selachier (S. 104), diejenigen aus den Lippen und der oberen Seite der Mundhöhle von Chimära (S. 104). Schliesslich können hier auch junge Epidermiszellen der Säugetiere genannt werden, doch werden uns diese später von einem anderen Standpunkte aus interessieren. Fälle, in denen das Exoplasma in dicken Schichten an der Zelloberfläche angesammelt ist, sind mit den normalen Fällen durch eine Reihe von Übergängen verbunden und ausserdem kann man in einem bestimmten Falle an einer und derselben Zelle beides beobachten. Ich meine die sog. Basalzellen, die bekanntlich in ihrem unteren Teile grösstenteils aus Exoplasma bestehen können, während ihr oberer, oberhalb des Zellkerns liegende Teil immer nur dünne Zellwände besitzt (vergl. z. B. S. 75). Man sieht daraus, dass sich in solchen Fällen die Namen „Zellmembran" oder der von Schulze (1896 b) vorgeschlagene Name „Pellicula", die ja in der Theorie ganz richtig sind, einfach nicht benützen lassen (S. 39). Auch der Name „Crusta" würde uns da wenig helfen, und so muss man schon bei dem Namen „Exoplasma" (sensu str.) bleiben. Dieses Exoplasma ist jedenfalls meistens, und in den dünnen Zell-

membranen fast immer, gegen das Endoplasma zu scharf abgegrenzt und ist eine solche scharfe Grenze von Anfang an da; dies ist keine unbedingte Notwendigkeit. Gerade in den Basalzellen begegnet man öfters Fällen, in denen beide Plasmaarten ineinander allmählich übergehen, und dasselbe kann man auch an den Deckplatten, wenn auch in Ausnahmsfällen, beobachten (S. 59). Man sieht daraus, dass auch jene Unterschiede, auf die Schulze beim Aufstellen der Namen „Pellicula“ und „Crusta“ hauptsächlich Nachdruck legte, durchaus nicht zutreffen.

In den meisten Fällen lässt sich am Exoplasma — bei diesem Namen bleiben wir schon — keine besondere Struktur, die man ihm selbst zuschreiben könnte, nachweisen; nur die bekannten Tonofibrillen — Protoplasmafasern — verlaufen in ihm, manchmal so dicht, dass es scheint, als ob sie allein seine Masse bilden würden. Dass dem nicht so ist, erkennt man am besten da, wo die Fibrillen weiter voneinander liegen, so z. B. hie und da in den basalen Exoplasmamassen, und dann hauptsächlich in jenen Fällen, in denen das Exoplasma verändert ist (Torpedo z. B., vergl. S. 102), so dass nur die Fibrillen übrig bleiben. Man sieht in solchen Fällen deutlich, dass da zwischen den Fibrillen noch „etwas“ vorhanden ist[1]). Am besten erkennt man natürlich die secundäre Natur der Fibrillen in jenen Fällen, in denen das Exoplasma vollkommen frei von ihnen ist. Einen solchen Fall finden wir in der Deckplatte der Deckzellen, einen anderen, nicht weniger wichtigen, können wir in den Kolbenzellen der Teleostier (S. 207) sehen, in deren Aussenschichte ich typisches wirkliches Exoplasma erblicke[2]).

[1]) Schon Ranvier, der 1882 die Tonofibrillen entdeckte, erwähnt, dass solche im Protoplasma, welches wieder seine eigene Struktur haben muss, eingelagert sind.

[2]) Am meisten spricht dafür der Vergleich dieser Kolbenzellen mit denjenigen von Petromyzon, wo das Exoplasma reich fibrillenhaltig ist und ausserdem oben in der Zelle in eine typische Zellmembran übergeht.

Eine ganz besondere Bedeutung hat für uns die soeben erwähnte Deckplatte, der wir auch hier einige Worte widmen müssen. Es ist dies eine ganz eigentümlich gebaute Exoplasmaschicht, welche seitlich unmittelbar in die Zellmembran der Deckzelle übergeht, welche aber, da sie die freie Fläche der Zelle bedecken muss, eine viel grössere Bedeutung hat, als eine gewöhnliche Zellmembran. Sie enthält keine nachweisbaren (oder vielleicht sehr spärliche?) Tonofibrillen, da es sich bei ihr nicht um die Zugfestigkeit, sondern nur um Druckfestigkeit handelt.

Die Deckplatte ist besonders auch deshalb für uns wichtig, dass sich in ihr sehr leicht die Struktur des Exoplasmas, die hier jedenfalls lokalen Bedürfnissen stark angepasst ist, nachweisen lässt. Hauptsächlich kommt hier die Deckplatte von Petromyzon in Betracht. Diejenige von Myxine lässt sich infolge undeutlicher Struktur nicht so bequem studieren; jene der Selachier (S. 111) zeigt, wohl infolge Durchtränkung mit anderen Stoffen und teilweiser Maskierung, nicht deutlich ihre eigentliche Bauweise; diejenige der Teleostier (S. 122) ist wenig entwickelt und gilt von ihr übrigens etwas Ähnliches, wie von jener der Selachier, und bei Amphibien (S. 138) ist die Deckplatte schliesslich, soweit das von mir untersuchte Material in Betracht kommt, nur in der Larvalzeit vorhanden und zeigt wirklich auch larvale Zustände. Hier (Pelobates), sowie bei Amphioxus weicht die Deckplatte insofern von dem Typus, als in ihr festere Secretpartikel abgelagert sind. Bei Petromyzon (S. 54) präsentiert sich im entwickelten Zustande bei erwachsenen Tieren die Deckplatte in der Form einer breiten Schichte, welche, soviel mir bekannt, keine Fibrillen enthält und deren Plasma entweder ganz rein oder, wenn durch Secrete der Zelle (beim Verschleimungsprozesse) durchdrungen, niemals seine Struktur maskiert hat. Was diese Struktur betrifft, so handelt es sich da um eine Alveolarstruktur der schönsten Art, wie man sich eine solche

vorstellen kann. Die Alveolen liegen in Reihen geordnet zwischen dickeren Hauptlamellen. Daraus erkennt man, dass an der Bildung des Exoplasmas, genau so wie an der des Protoplasmas überhaupt zwei verschiedene Plasmaarten, ein Hyaloplasma, welches die Alveolenräume füllt, und ein Morphoplasma, welches die Alveolarwände bildet, beteiligt sind. Einige besonders günstige Fälle zeigten mir, dass sich diese Struktur erst später, und zwar auf Grundlage derjenigen des Endoplasmas bildet; es handelt sich da also ganz sicher um keine Elementarstruktur des Plasmas überhaupt. Die Alveolenreihen entstehen ganz deutlich aus dem spongiös gebauten Reticulum des Endoplasma, welches demnach hier ursprünglicher ist und man kann ausserdem bei Petromyzon hie und da beobachten, wie sich die Alveolen bedeutend vergrössern und wie sie bei gewissen Anurenlarven (bei Pelobates, S. 138) eine kolossale Grösse erreichen, so dass es zu höchst bedenklichen Enden führen würde, wenn man alles dies nur vom Standpunkte der Bütschlischen Alveolartheorie aus betrachten wollte. Alles spricht ganz bestimmt dafür, dass auch die Alveolarstruktur im Protoplasma vom neuen als eine Funktionsstruktur auftreten kann.

Die Alveolarstruktur des Exoplasmas kann man noch in anderen Fällen beobachten. Ich erwähne hier von solchen z. B. die Pokalzellen aus den Hornzähnen von Myxine (S. 92), deren sonst reichlich fibrillenhaltiges Exoplasma an günstigen Präparaten eine deutlich alveoläre Bauweise zeigt. Abgesehen von den soeben genannten muss man noch einen in dieser Beziehung wichtigen Fall erwähnen, die Epidermiszellen der fetalen Säugetiere, wo das Exoplasma deutlich reticulär oder spongiös gebaut ist (S. 150). Die Struktur braucht also, wie wir sehen, nicht immer dieselbe zu sein.

Die oben erwähnten Kolbenzellen der Teleostier (S. 203) verdienen deshalb Aufmerksamkeit, da es sich da meist um ein voll-

kommen fibrillenfreies, homogenes oder granulär gebautes Exoplasma ganz eigentümlicher Art handelt. Die granuläre Struktur wird da wohl durch Ablagerung besonderer Stoffe in einer Alveolarstruktur bedingt und das homogene Aussehen wird jedenfalls auch nicht das ursprüngliche sein.

Von den Ausscheidungsprozessen und chemischen Modifikationen, durch welche das Exoplasma stark verändert werden kann, kann man, wenn ich die betreffenden Bilder richtig deute, die ersten Anfänge schon in den Deckplatten verschiedener Tiere beobachten. Bei Petromyzon ist z. B. die Deckplatte entweder noch secretfrei oder lässt, wenn sie bei Verschleimung der Zelle durch die Schleimmassen durchdrungen wird, deutlich ihre ursprüngliche Struktur erkennen S. 54). Bei Amphioxus, bei dem die Epidermiszellen festere Secrete liefern, können solche in den Alveolen der Deckplatte abgelagert werden (S. 21), und ähnlich ist es auch bei gewissen Anurenlarven, z. B. bei Pelobates (S. 139) der Fall. In allen diesen Fällen bleibt also die Struktur der Deckplatte erhalten und sichtbar. Die Secrete lagern sich, besonders in den zwei zuletzt angeführten Fällen, nur in den Alveolenräumen. Anders ist es bei Selachiern, bei denen sich die Deckplatte in ihrem unteren Teile als eine breite homogene Schichte präsentiert. An einigen Präparaten habe ich an stark durch Verschleimung veränderten Zellen auch in dieser sonst immer homogenen Partie eine etwas spongiöse Struktur beobachtet. Es handelt sich da also um wirkliches Maskieren einer vorhandenen Struktur.

In den verschiedensten Zellmembranen und Exoplasmen gehört nun diese durch Produkte der Zellen bedingte Maskierung der Exoplasmastruktur zur Regel, und meistens werden dabei sogar auch die sonst wegen ihres Lichtbrechungsvermögens ganz deutlich sichtbaren Tonofibrillen undeutlich oder vollkommen unsichtbar; das Exoplasma bekommt auf diese ein homogenes Aussehen.

Einen ganz besonderen Fall dieser Durchdringung des Exoplasmas durch fremde Stoffe beobachtet man bei Myxine. Das Exoplasma der Epidermiszellen ist hier, wie es scheint, sehr fest und hat ein fast homogenes Aussehen, so dass seine Tonofibrillen ziemlich schwer sichtbar sind. Trotzdem verdichtet sich das Exoplasma an der inneren Oberfläche der Zellmembran noch weiter und es scheint, als ob die Zelle daselbst eine besondere lichtbrechende und stark färbbare Kapsel besitzen würde (S. 83). Die ganze Erscheinung lässt sich, wie ich oben nachgewiesen habe, nicht anders als durch Ablagerung von Secreten in das Exoplasma erklären, welche zur Aufgabe haben, seine innere Schichte fester zu machen. Es ist vielleicht unnötig, zu bemerken, dass die Durchtränkung des Exoplasmas mit aus dem Endoplasma stammenden Stoffen und die Kapselbildung sehr auffallend an manche Vorgänge im Knorpelgewebe erinnern.

Alles was wir bisher über das Verhalten des Exoplasmas angegeben haben, bezog sich auf das fertige normale oder teilweise veränderte Exoplasma verschiedener Epidermiszellen; es sollen deshalb noch einige Fälle zur Besprechung kommen, in denen es uns möglich war, über die Entwickelungsgeschichte dieser Plasmaart Schlüsse zu machen. Es handelt sich in diesen um das Exoplasma der harten, den Hornzähnen zur Unterlage dienenden Epidermiszellen von Petromyzon, dessen Entwickelungsgeschichte sich an einer vollständigen Reihe der Übergangsstufen studieren liess, um die Zustände bei der Regeneration der Deckzellen bei demselben Tiere, wo man die erste Anlage breiter Exoplasmaschichten beobachten konnte, und schliesslich um die junge Epidermis der Säugetiere, wo sich an verschiedenen Entwickelungsstufen ebenfalls die Differenzierung der Plasmaarten ziemlich genau verfolgen lässt.

In dem ersten dieser Fälle (Epidermisgewebe der Hornzähne [S. 45]) handelt es sich um fortschreitendes Dickerwerden

des Exoplasmas bis zur totalen Umwandlung der ganzen Zelle in eine solche Substanz. Das betreffende Gewebe bestand früher aus typischen dünnwandigen Zellen und die Übergänge zu solchen sind auch jetzt am Rande der Zahnanlage ganz allmählich, so dass die Schlüsse, welche man aus den betreffenden Bildern ziehen kann, sicher ganz berechtigt sind.

Die Zunahme des Exoplasmas schreitet von der Oberfläche der Zelle, an der sich ursprünglich nur eine dünne Zellmembran befand, in die Tiefe und das Endoplasma der Zelle wird dabei immer verdrängt; es beschränkt sich dann auf die unmittelbare Umgebung des Zellkerns und schwindet schliesslich vollkommen. Trotzdem lebt auch jetzt die Zelle noch weiter, wie davon, abgesehen von anderem, auch der gut erhaltene Zellkern Zeugnis gibt. Dieses Wachstum des Exoplasmas geschieht jedenfalls aktiv, und zwar, zum Teil wenigstens, auf Kosten des Endoplasmas, welches sich fortwährend in die andere Plasmaart verwandelt. Das Exoplasma, resp. seine Fibrillen sind es, auf welche da durch den erhöhten Druck der Zahnanlage besondere Ansprüche gemacht werden und es ist nicht wahrscheinlich, dass sich diese Reizung erst auf dem Umwege durch das Endoplasma auf das Exoplasma übertragen würde. Obzwar das Exoplasma auf Kosten des Endoplasma wächst, muss man nämlich annehmen, dass das Wachstum hier nicht durch reine Apposition geschieht; die Anordnung der ganze Zellenreihen durchlaufenden Tonofibrillen lässt, wie wir oben zeigten, eine solche Annahme nicht zu (vgl. S. 46).

Der soeben erwähnte Fall zeigte sehr deutlich eine allmähliche Zunahme des Exoplasmas von der Oberfläche; er ist aber in der Beziehung nicht besonders für unsere Zwecke günstig, da es sich in ihm um ein reichliche Fibrillen enthaltendes Plasma handelte. Man kann da infolgedessen immer einwenden, dass die ganze Exoplasmabildung einfach durch die Fibrillen bedingt wird und dass das Exoplasma schliesslich

nichts anderes ist, als eine dichte, fortschreitend zunehmende Fibrillenmasse. In folgenden Fällen, in denen wir mit reinem Exoplasma zu tun haben, entfällt dieser Einwand und wir lernen da ausserdem einen etwas anderen Modus der Exoplasmabildung kennen, bei dem das Exoplasma auf einmal massenhaft gebildet wird.

Es handelt sich um Neubildung der exoplasmatischen Deckplatte an solchen Stachelzellen von Petromyzon, welche dazu bestimmt sind, die sich abtrennenden Deckzellen zu ersetzen (S. 67). Ursprünglich besassen diese Zellen, sowie alle anderen ihrer Art nur dünne Zellmembranen, welche sich höchstens an den Polen der Zelle etwas verdickten. Nachdem sie sich zum Ersatz der Deckzellen vorzubereiten angefangen haben, kann man beobachten, dass sich vom übrigen Endoplasma eine breite Schichte abtrennt und zugleich verdichtet. Es entsteht so an dem oberen Pole der Zellen, der sich zu der Zeit etwas abrundet, eine breite exoplasmatische Kappe, welche deutlich alveolär gebaut ist, während das übrige Protoplasma der Zelle ein spongiös gebautes Morphoplasma mit verschleimten Hyaloplasma zeigt. Das Exoplasma zeigt keine Spur der Verschleimung und so muss man annehmen, dass die Schleimsubstanz, welche in der ganzen oberen Partie der Zelle enthalten war, während seiner Entwickelung aus ihm ausgedrückt wurde. Nur der allererste Anfang dieser Exoplasmabildung konnte von der ursprünglichen Zellmembran ausgehen, alles übrige geschieht auf Konto des Endoplasmas. Fibrillen, welche in gewöhnlicher Zellmembran reichlich vorhanden sind, lassen sich in der exoplasmatischen Kappe nicht nachweisen; dagegen kann man beobachten, dass sich daselbst die Alveolen auf eine charakteristische Weise in senkrecht zu der Oberfläche der Kappe orientierte Reihen anordnen. Auf diese Weise erhält die Kappe schliesslich vollkommen das Aussehen einer Deckplatte, deren Rolle sie auch nach

Abstossung der oberhalb ihr liegenden Deckzellen übernehmen muss.

Auch bei diesem Falle kann man auf einige Umstände hinweisen, welche wieder von einem anderen Standpunkte aus nicht ganz aufgeklärt erscheinen. Es handelt sich da erstens um verschleimte Zellen, solche also, in denen das Endoplasma nicht mehr in seinem primitiven Zustande geblieben ist, und zweitens kann man da immer einwenden, dass der erste Impuls zur Exoplasmabildung von der vom Anfang an hier vorhandenen Zellmembran ausgeht, so dass sich auch dieser Bildungsmodus zu dem oben besprochenen einreihen liesse. Im folgenden Falle werden auch diese letzten Schwierigkeiten wegfallen; es wird sich in ihm um vollkommen reine Exoplasmabildung oder — und diese Bezeichnung ist hier viel zutreffender — um Differenzierung beider Plasmaarten handeln.

Die Epidermiszellen junger Säugetierfetusse, um welche es sich hier handelt (S. 155), bestehen aus einem deutlich reticulär oder spongiös gebauten Protoplasma, welches sich auf der Oberfläche zu einer ganz dünnen Exoplasmaschichte, einer Zellmembran, verdichtet. Durch Einwirkung der im Gewebe sich geltend machenden Spannungen orientiert sich diese Plasmastruktur in bestimmter Richtung und es entstehen in ihr (nicht aus ihr!) Tonofibrillen und ganze Bündel von solchen. Diese Fibrillen vermehren sich, ohne dass dadurch die ursprüngliche Plasmastruktur undeutlich wird; man bemerkt nur, dass sich das Plasma verdichtet. Nachdem diese Plasmaverdichtung einen gewissen Grad erreicht, differenziert sich plötzlich das Plasma. Es entsteht in einer gewissen Entfernung von dem Umfange des Zellkerns eine scharfe Grenze, ausserhalb welcher jetzt das künftige Exoplasma liegt, während das Innere dieses Bezirkes eine feinere Plasmaart, das Endoplasma, enthält. Die ursprüngliche Zellmembran beteiligt sich an diesem Prozess überhaupt nicht und was die Fibrillen betrifft, so sieht man

diese von jetzt an nur im Exoplasma, wohin sie sich schon vor Beginn der Trennung konzentriert haben. Nicht ausgeschlossen ist es, dass sich da wenigstens ein Teil des Endoplasmas unter Mitwirkung des Zellkerns neugebildet hat. — Der ganze Prozess, dem wir oben (S. 157) eine nähere Aufmerksamkeit gewidmet haben, unterscheidet sich ziemlich auffallend von der Exoplasmabildung an der Zelloberfläche; ganz deutlich sieht man in ihm, dass sich das Endoplasma unabhängig von der Zelloberfläche in Exoplasma umbilden kann, was jedenfalls auch im vorangehenden Falle geschieht, und dass das Exoplasma auf diese Weise auch schichtenweise zunehmen kann. Die fertigen, auf die angegebene Weise entstandenen Epidermiszellen der Säugetiere unterscheiden sich von denen der niederen Vertebraten immer dadurch, dass sie fast ausschliesslich aus Exoplasma und Tonofibrillen bestehen (S. 167). Das Endoplasma ist da an die unmittelbare Nähe des Zellkerns beschränkt und kann schliesslich gänzlich fehlen, ohne dass die Zelle dadurch zugrunde gehen muss. Solche Zellen entsprechen vollkommen den früher besprochenen Epidermiszellen aus den Hornzähnen von Petromyzon, in denen jedoch das Exoplasma nicht plötzlich entstanden ist, sondern allmählich zugenommen hat. Die Unterschiede, die wir da beobachtet haben, lassen sich durch die ganz verschiedenen Bedingungen, unter denen die Zellen in einer nackten (weichen) und in einer an der Oberfläche verhornenden (harten) Epidermis (S. 131, 167) zu leben haben.

Wie wir soeben sahen, kann das Exoplasma in einigen Fällen auch schichtenweise zunehmen. Wir werden jetzt noch weitere Belege dafür anführen: Schon in den soeben erwähnten Epidermiszellen findet man manchmal, wie ich es oben näher angegeben, Schichten an der inneren Oberfläche, die sich nicht anders erklären lassen als so, dass der ersten Exoplasmabildung nach einiger Zeit eine weitere folgt (S. 161). Ähnliche

Schichtenbildungen habe ich vor Jahren (1903 b) aus dem Chordagewebe verschiedener Teleostier beschrieben und auf die soeben angedeutete Weise erklärt. Nicht genug daran; man findet manchmal, jedenfalls nur ausnahmsweise, an der Oberfläche der Endoplasmazellen, dort, wo diese etwas geschrumpft sind, ganz selbständige innere Zellmembranen. Ich habe früher schon (1903 b) einen solchen Fall aus Chordagewebe beschrieben und erwähne oben in dieser Arbeit weitere dieser Art, diesmal aus den Deckzellen von Petromyzon (S. 40, Taf. 2/3, Fig. 28) und aus jungen Stachelzellen von Säugetierfetusse (S. 161).

Soviel von progressiven Prozessen; es kommen aber auch regressive vor. Ich beschreibe im speziellen Teile dieser Abhandlung (S. 48) eine ganz besondere Abart des modifizierten Epithelgewebes aus den Ersatzzähnen von Petromyzon. Die sternförmigen, durch lange Zellbrücken und durch Vermittlung ganzer intercellularen Netze zusammenhängenden Zellen bestehen hier aus weichem Protoplasma, an dessen Oberfläche sich keine Zellmembran nachweisen lässt (Taf. 5/6, Fig. 37). Da man diese Zellen von ganz typischen Epidermiszellen, welche sich früher an der betreffenden Stelle befanden, ableiten muss, ist es nicht anders möglich, als dass sich hier das ehemalige Exoplasma der Zellen bei der Verwandlung des Gewebes wieder aufgelöst hat. Auch die Tonofibrillen können im Exoplasma aufgelöst werden. In einer neugebildeten Deckplatte, resp. der Cuticula von Petromyzon findet man z. B. diese Fibrillen nicht, und doch befanden sich solche früher in der Zellmembran, welche das obere Ende der ehemaligen Stachelzelle bedeckte.

Beim Besprechen des Exoplasmas muss man schliesslich wenigstens einige Worte den rätselhaften Cuticularbildungen der Vertebratenepidermis widmen. Ich rechne zu solchen alle jene Bildungen, welche nachweisbar schon ausserhalb des

Zellkörpers liegen und das Aussehen von Ausscheidungen haben. In vorliegender Abhandlung wurden drei verschiedene hierher gehörende Bildungen erwähnt: Die sog. „Wolffsche Cuticula“ der niederen Vertebraten, die eigentümlichen Cuticularplatten von Lepadogaster und schliesslich die Flammenkegel der Flammenzellen aus der Epidermis von Lepadogaster. Nur bei den Cuticularplatten von Lepadogaster (S. 174) wurde ein Zusammenhang mit dem Zellplasma der darunterliegenden Zellen beobachtet und ausserdem ähnelt da die Struktur des Gebildes so auffallend derjenigen einer Deckplatte, dass man mit der grössten Wahrscheinlichkeit annehmen muss, dass es sich da um eine ganz eigentümliche, ausnahmsweise nach aussen verschobene Exoplasmabildung handelt. Die Flammenansätze (S. 180) sind, was ihre Bedeutung betrifft, ziemlich rätselhaft, und nicht weniger ist es die Wolffsche Cuticula, in der man bekanntlich einen konstanten Bestandteil der Oberhaut niederer Vertebraten erblicken muss. Eine ganze Reihe von Gründen spricht dagegen, dass es eine einfache Aussscheidung der Epidermiszellen sein könnte und man kann sich des Eindruckes nicht erwehren, dass es sich da ebenfalls um eine Art von extracellulärem, auf eigentümliche Weise erstarrten Exoplasma handelt, welches wahrscheinlich aus der ursprünglichen Zellmembran der darunterliegenden Zellen entstanden ist (S. 25, 74, 126).

2. Das Endoplasma.

Der Name „Endoplasma“ kommt in der Cytologie nur als ein Gegensatz zum „Exoplasma“ in Anwendung. Das Endoplasma einer Zelle kann verschiedener Art sein, wie aus folgender Erwägung hervorgeht:

In embryonalen Zellen und überall da, wo die Epidermiszellen von dünnen Zellmembranen umgeben sind, entspricht dasjenige, was wir als Endoplasma bezeichnen, einfach dem

ursprünglichen Protoplasma und lässt sich bis auf das Plasma der Furchungszellen zurückführen. Ganz anders ist es in dem anderen Extreme, da wo die ganze Zelle in Exoplasma umgewandelt ist, so dass sich das Endoplasma nur auf die unmittelbare Nähe des Zellkerns beschränkt. Jedenfalls kann man, und bei einigen Arten solcher Zellen ist dies ganz zutreffend, dieses Endoplasma für den letzten Rest des ehemaligen weichen Zellplasmas halten; doch anderswo muss es nicht so sein. In den Epidermiszellen der Säugetiere verdichtet sich z. B. das gesamte Zellplasma, und erst dann erscheint in der Umgebung des Zellkerns durch Differenzierung das Endoplasma; es ist auf diese Weise klar, dass es hier einen etwas anderen Wert hat als in früheren Fällen (vergl. S. 157). Es handelt sich hier streng genommen, um eine Neubildung des Endoplasmas, das somit mit dem primitiven Protoplasma nicht identisch ist. Wir waren oben (S. 160) sogar genötigt, die Möglichkeit zu erwägen, ob es sich da nicht um ein unter der Mitwirkung des Zellkerns[1]) neu entstandenes Plasma handelt. Dies sind die zwei Extreme, welche wohl durch eine Reihe von bisher nicht genau bekannten Übergängen miteinander verbunden sein werden.

Die Struktur des Endoplasmas ist recht verschieden. In den verschleimenden Zellen von Petromyzon findet man eine deutlich spongiöse Struktur des Endoplasmas (S. 57), in jungen Epidermiszellen der Säugetierfetusse, solchen nämlich, in denen es noch nicht zur Differenzierung der beiden Plasmaarten gekommen ist, sieht man an ihm dagegen eine deutlich reticuläre (oder undeutlich spongiöse) Struktur, wobei sich die Maschen des Reticulums den inneren Spannungen entsprechend in einer Richtung orientieren (S. 150). Es ist klar, dass weder die eine noch die andere der soeben erwähnten Strukturarten für

1) Des Centriols, wie ich es 1908 (Verh. böhm. Gesellsch. Wiss.) gesagt habe.

eine primitive Protoplasmastruktur gehalten werden kann; auch hier handelt es sich wiederum nur um Funktionsstrukturen, die durch Umbildung einer primitiveren Struktur entstanden sind, resp. um durch Ablagerung von Secreten veränderte Strukturen einer einfacheren Art. Eine primitive wirklich alveoläre Struktur kommt vielleicht nur in embryonalen Epidermiszellen vor und es ist sehr fraglich, ob sie wirklich den Wert einer Elementarstruktur des Plasmas hat, wie es Bütschli annimmt.

Das Endoplasma scheint in weitem Umfange vom Exoplasma unabhängig zu sein; es hängt mit dem letzteren durchaus nicht besonders innig zusammen und schrumpft nach Einwirkung der Fixierungsflüssigkeiten sehr leicht. Auch sonst zieht sich, in einigen Fällen wenigstens, das Endoplasma in dem für dasselbe bestimmten Raume zusammen und präsentiert sich uns dann in der Form von sternförmigen Gebilden, den Endoplasmazellen. Ich habe solche seinerzeit (1903 b) aus dem Chordagewebe verschiedener Fische beschrieben und finde diesmal etwas Ähnliches auch im Epidermisgewebe der Säugetiere. Sogar Teilungsprozesse kann man an diesen Endoplasmazellen (Chordagewebe, Kolbenzellen, S. 207, Taf. 15, Fig. 104 bis 106) beobachten! Dass solche vom Exoplasma sich abziehende Endoplasmazellen an ihrer Oberfläche besondere innere Exoplasmaschichten bilden können, wurde im vorangehenden Abschnitte erwähnt.

Die Gestalt des endoplasmatischen Innenkörpers der Epidermiszelle ist niemals von der der „Gesamtzelle" abhängig. Epidermiszellen, welche lange Fortsätze aussenden, besitzen z. B. immer abgerundete Endoplasmamassen in ihrem Inneren; das Endoplasma verhält sich somit inmitten der Zelle so wie ein Flüssigkeitstropfen. Die Ausnahmen von dieser Regel sind überaus selten: In Kolbenzellen der Petromyzonten besitzen die sehr selbständig sich verhaltenden Endoplasmazellen einen

langen Basalfortsatz, der wahrscheinlich eine besondere Rolle zu besorgen hat und hie und da auch Seitenfortsätze aussendet, welche letztere man sich durch Zerklüftung der fibrillär gebauten Exoplasmaschichte erklären kann. Auch in Kolbenzellen der Teleostier kommen in mehreren Fällen Endoplasmazellen mit Fortsätzen vor. Hier beteiligen sich diese Fortsätze auf irgend welche Weise an der secretorischen Funktion der Zellen und haben daher wieder andere Bedeutung. Damit hängt jedenfalls auch der Umstand zusammen, dass hier das mit Secretstoffen durchmischte Endoplasma aus der Gesamtzelle nach aussen austreten und sich hier in den pericellulären Raum ausgiessen kann.

Überaus wichtig ist der Umstand, dass ein Endoplasma für das Fortbestehen der Zelle nicht unumgänglich notwendig ist; auch das Exoplasma kann die zum Leben der Gesamtzelle nötigen Funktionen besorgen.

Bereits früher (1897, 1903 b) beim Besprechen des Chordagewebes habe ich auf Zellen aufmerksam gemacht, deren gesamter Körper in Exoplasma umgewandelt ist, und dachte mir damals, dass es sich da um einen Prozess handelt, der mit Absterben der Zellen endigen muss. Wirklich fand ich, dass sich auf die angegebene Weise meistens solche Zellen verändern, welche in der Nähe des bekannten Chordastranges liegen, wo wirklich Chordazellen durch eine Art von Verhornungsprozess zugrunde gehen. Seit der Zeit habe ich solche Zellen zahlreich in verschiedenen Epidermisgeweben gefunden und konnte mich davon überzeugen, dass der Prozess allein noch nicht den Tod der Zellen bedingen muss. Jedenfalls ist es wahrscheinlich, dass sich solche Zellen niemals schon teilen und wahrscheinlich nur eine beschränkte Lebensdauer haben. Hierher gehören z. B. die Epidermiszellen aus der Unterlage der Hornzähne von Petromyzon (S. 45), welche reichliche Tonofibrillenmassen, und zwar bis unmittelbar zu der Oberfläche des Zellkerns bilden. Die obersten

dieser Zellen beteiligen sich, nachdem sie verhornen, am Baue des Zahnes, die darunterliegenden bleiben jedoch eine längere Zeit am Leben. Einen anderen Fall findet man in der Epidermis der Säugetiere, also ebenfalls in einem an der Oberfläche verhornenden Epithel. Ursprünglich hatte hier eine jede Zelle ihr Endoplasma, aber in älteren Schichten vermissen wir öfters ein solches in den Zellen und diese bestehen dann ausschliesslich aus Exoplasma, und in diesem spielen sich dann alle die bekannten zur Verhornung führenden Prozesse ab (S. 170). Trotzdem sterben solche Zellen nicht sogleich mit dem Verhornen, sondern erst viel später, nachdem sie an der Oberfläche der Hornschicht angelangt sind. Endlich müssen hier auch die eigentümlichen Kolbenzellen angeführt werden. Schon bei Teleostiern findet man zwischen gewöhnlichen Kolbenzellen mit Endoplasma einige, welche ausschliesslich aus Exoplasma bestehen (S. 203). In solchen hat sich alles Cytoplasma in Exoplasma verwandelt, während es da zur Neubildung des Endoplasmas nicht gekommen ist. Eine weitere Art von Zellen, welche ebenfalls hierher gehören, die eigentümlichen Fadenkörperzellen von Myxine (S. 190), bestehen ausschliesslich aus einer dichten Fadenmasse, welche wohl zum Exoplasma gehört. Ein Endoplasmahof an der Peripherie des Zellkerns gehört hier zu grossen Seltenheiten.

Wir sahen im vorangehenden, dass das Endoplasma vollkommen in den Hintergrund treten und schliesslich vollkommen schwinden kann; natürlich muss man bei allen solchen Fällen darauf Rücksicht nehmen, ob das Endoplasma nicht vielleicht nur in minimalen Schichten an der Kernoberfläche vorhanden ist. Es lässt sich nämlich manchmal, so z. B. an den Epidermiszellen der Säugetiere, nur mit Schwierigkeit nachweisen.

3. Die Fibrillenbildung.

In allen indifferenten Zellen und in einer Reihe von Drüsenzellen der Epidermis findet man Fibrillen, welche ich hier als

Tonofibrillen (Protoplasmafasern der Autoren) bezeichne. Im embryonalen Epidermisgewebe fehlen noch diese Fibrillen.

Es handelt sich um feine, von einer primitiveren Struktur des Protoplasmas, auf deren Grundlage sie sich bilden, wesentlich verschiedene fibrilläre Bildungen, welche zur Aufgabe haben, die Festigkeit des an sich weichen Protoplasmas zu vermehren. Sie können wohl verschiedener Art sein; man findet z. B. solche, welche sich in ihrem Vorkommen auf einzelne Zellen beschränken, in denen sie spezielle Aufgaben zu besorgen haben (so in den Basalzellen der Anurenlarven; S. 134), aber auch andere, welche ohne Unterbrechung von einer Zelle zur anderen und noch weiter verlaufen, und so auf gewisse Weise Elemente des Gewebes vorstellen.

Die Festigkeit des Protoplasmas kann wohl auch auf andere Weise erreicht werden als durch Bildung von Fibrillen. Man sieht dies am besten an den Deckplatten der niederen Vertebraten, welche keine Fibrillen enthalten und doch — wohl infolge einer Umbildung des Protoplasmas — eine gewisse Festigkeit erreichen; da, wo es sich um Vermehrung der Zugfestigkeit des Plasmas handelt, kann diese auf keine andere Weise als durch Bildung von Fibrillen erreicht werden. Noch eine andere Rolle kommt den Fibrillen zu; durch eine bestimmte Anordnung derselben kann auch die Elastizität des Gewebes bedingt werden. Hierher gehören z. B. die senkrecht zu der Hornschicht verlaufenden Fibrillen der Epidermis aus der Unterlage der Hornzähne von Petromyzon und die Fibrillen aus der Epidermis der Säugetiere, deren Anordnung durch Kromayer (1899) und neuestens Schridde (1907) bekannt geworden ist. Die Fibrillen stellen auf diese Weise also doch eine Art von Stützgerüst im Protoplasma der Zelle.

Die Fibrillen kommen in den hier in Betracht kommenden Geweben unter den verschiedensten Bedingungen vor und nicht immer lässt sich direkt erkennen, auf welche Weise sie dem

Protoplasma der Zellen dienen. Eben deshalb taucht sehr leicht der Gedanke auf, ob es sich in gewissen von ihnen doch nicht um kontraktile Fibrillen, um Myofibrillen handelt. Besonders die Fibrillengerüste der verschiedenen Drüsenzellen verleiten sehr dazu, sie als kontraktile Netze aufzufassen und doch handelt es sich meiner Ansicht nach in allen diesen Fällen nur um Tonofibrillen (S. 187, 196).

Die Tonofibrillen verlaufen entweder vereinzelt oder sie bilden ganze Fibrillenbündel, welche auffallend an die Bindegewebsbündel der Grundsubstanzgewebe erinnern. Manchmal ist die Lage der Fibrillen derartig, dass Fibrillenbündel nur angedeutet werden, ein andersmal handelt es sich um fest gebaute Bündel. Die Art und Weise, auf welche die Fibrillenbündel entstehen, konnte nicht direkt ermittelt werden, doch es ist kaum anders möglich, als dass sie durch Längsspaltung der ursprünglichen Fibrillen entstehen. Die besten Beispiele der Fibrillenbündel habe ich in den grossen Basalzellen der Anurenlarven (S. 133) und in Epithelzellen aus der oberen Wand der Mundhöhle von Chimaera (S. 105) beobachtet. Dünne Fibrillenbündel kommen jedenfalls überall vor; sehr deutlich habe ich solche z. B. in der Epidermis von Torpedo oder in junger Epidermis der Säugetiere (S. 153) beobachtet. Auch die Leydigschen Zellen der Urodelenlarven (S. 187) enthalten sehr schöne Beispiele der Fibrillenbündel. Bei Myxine kommen in zwei verschiedenen Drüsenzellenarten eigentümliche, vielfach meist spiralig gewundene, dicke homogene Fäden vor, welche ich ebenfalls hierher rechne. Es handelt sich in ihnen wahrscheinlich um Fibrillenbündel, deren Struktur (Zusammensetzung aus Elementarfibrillen) durch aus Protoplasma ausgeschiedene Stoffe verdeckt ist (S. 182, 191).

In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle ist die Fibrillenbildung an das Exoplasma der Zellen gebunden, und zwar so innig, dass es scheint, als ob die Exoplasmabildung und die

Fibrillenbildung zwei miteinander untrennbar verbundene Prozesse wären, oder ob der erstere dieser Prozesse in nichts anderem als in Fibrillenbildung an der Zelloberfläche bestehen würde. Solche Annahmen wären natürlich unrichtig; abgesehen von anderem ist die Fibrillenbildung durchaus nicht auf das Exoplasma beschränkt.

Ich habe oben auf Fälle aufmerksam gemacht, in denen deutliche Tonofibrillen im Endoplasma der Zellen und vollkommen unabhängig von deren exoplasmatischen Hülle entstehen. Als die auffallendsten Fälle dieser Art sind die Ameloblasten der Selachier (S. 110) und besonders die grossen Basalzellen der Anurenlarven (S. 133), in denen ganze dicke Fibrillenbündel im Endoplasma entstehen, anzuführen. An jungen Epidermiszellen der Säugetiere kann man sehr deutlich beobachten, dass hier die Fibrillen in einem Endoplasma entstehen, welches sich später in Exoplasma umbildet (S. 152). Die zuerst genannten Ameloblasten sind für uns besonders wichtig; bei ihnen bleiben nämlich die Fibrillen dauernd im Endoplasma und beteiligen sich auf keine Weise an der Exoplasmabildung; für die oben genannten Basalzellen ist so etwas nicht ganz ausgeschlossen.

Die Fälle, in denen Tonofibrillen im Exoplasma entstehen und daselbst verbleiben, sind jedenfalls die häufigsten; fast alle Zellmembranen der fertigen Gewebe enthalten solche, aber auch hier kann man auf einige Fälle hinweisen, in denen wenigstens einige Fibrillen am inneren Rande der Exoplasmamasse in das Endoplasma der Zelle einbiegen, wo sie sich sogar ganz nahe zum Zellkern verfolgen lassen. Ich habe vor Jahren einen solchen Fall aus dem Chordagewebe von Belone beschrieben (1903 b) und erwähne in vorliegender Arbeit die eigentümlich veränderten Epidermiszellen von Torpedo, in denen sich etwas Ähnliches beobachten lässt (S. 102). Gelegentlich sieht man etwas Ähnliches auch an Basalzellen, wo manchmal beide

Plasmaarten nicht scharf voneinander abgegrenzt sind. Davon, dass die Fibrillen in den massiven Zellmembranen mehr oder weniger maskiert sein können, haben wir oben eine Erwähnung gemacht und ebenfalls davon, wie sie sich in den Zellbrücken, in denen sie sich von einem Zellkörper in einen anderen begeben, verhalten (S. 103).

Beim Besprechen der Tonofibrillen muss man auch gewisse „Basalstrukturen“ der Epidermiszellen erwähnen. Ich habe an verschiedenen Stellen dieser Arbeit darauf aufmerksam gemacht, dass die Fibrillen unten an besondere „Basalstäbchen“ grenzen, in welchen man wohl ihre Endanschwellungen erblicken muss (S. 76, 115). Am deutlichsten findet man solche Basalstäbchen bei Cyclostomen und bei Selachiern, und sie dienen hier zum festeren Verbinden der Basalzellen und somit der ganzen Epidermis mit dem Corium der Haut. An günstigen Stellen kann man sich davon überzeugen, dass diese Stäbchen in entsprechende Vertiefungen der obersten verdichteten Schichte des Coriums einragen und bemerkt, dass sie auf diese Weise mit dem Corium sogar fester zusammenhängen als mit dem Zellplasma, zu dem sie eigentlich gehören (S. 77, 116). Anderswo, bei höheren Vertebraten, lassen sich solche Basalstäbchen nicht nachweisen. Hier findet man etwas anderes, die Verzahnung der beiden Gewebe nämlich (S. 117). Wie darauf neuestens Krauss (1906), der jedenfalls die betreffenden Bilder anders deutet, hingewiesen hat, korrespondieren hier manchmal die Tonofibrillen der Epidermis mit den Bindegewebsfibrillen des Coriums, was eigentlich bei gleicher Funktion beider von ihnen leicht erklärlich ist.

B. Epidermis und Grundsubstanzgewebe.

Seit der Zeit, als in der Histologie die alten Schwannschen Ansichten von der grossen Bedeutung der Zellmembranen

und der cytoplastischen Natur der Grundsubstanzen überwunden wurden, reiht man meistens beide diese „Produkte des Protoplasmas" in dieselbe Kategorie. Die gewöhnliche Ansicht, welche noch heute in allen Lehrbüchern vertreten wird, lautet dahin, dass es sich da um dem Plasma fremde, also eigentlich „metaplasmatische"[1]) Stoffe handelt, welche entweder an der Oberfläche der Zellen allein oder kontinuierlich zwischen den Zellen abgelagert werden. Diese „Secretionstheorie" fand durch die im Laufe des letzten Decenniums ausgeführten Untersuchungen sehr wenig Bestätigung; die meisten Autoren, welche sich mit den Grundsubstanzen während dieser Zeit beschäftigt haben, konnten sich im Gegenteil davon überzeugen, dass die verschiedensten Grundsubstanzen durch direkte Umwandlung des Zellplasmas auf eine Weise, die schon in den sechziger Jahren des vorigen Jahrhunderts Max Schulze angedeutet hat, entstehen. Trotzdem haben sich nur die allerwenigsten von ihnen der Exoplasmalehre, die ich mit Hansen[2]) und Mall vertrete, angeschlossen. Die Vertreter der Secretionslehre, unter denen an erster Stelle v. Ebner (1906) und Schaffer (1905, welch letzterer selbst die Möglichkeit beider

[1]) Im Sinne von Hanstein, nicht von M. Heidenhain (1907)!

[2]) In den Arbeiten von Hansen, hauptsächlich in jener vom Jahre 1905 (Diese Zeitschr. Bd. XXVII), findet man eigentlich zwei streng genommen verschiedene Auffassungsweisen ausgesprochen: Nach der einen davon würde die Grundsubstanz „eventuell als gemeinschaftliches und in bezug auf das Endoplasma mehr oder weniger selbständiges Ectoplasma" aufzufassen sein. (l. c. S. 747, vgl. auch seine Arbt. v. J. 1899. S. 434.), nach der anderen sollte man unter dem Namen „Ectoplasma" eigentlich nur die kapselartige Grenzschichte zwischen Zellplasma und der Grundsubstanz (unseres „Exoplasma" sens. str.) bezeichnen: „Der Grenzbegriff des Ectoplasmas ist ein zweckmässiger, weil er sich gebrauchen lässt, um die Übergangsstadien zu subsumieren — — Zuweilen schliesst das Ectoplasma sich, wenigstens mit sehr bedeutenden Teilen dem Protoplasma, dem Endoplasma inniger an — — Zuweilen hängt das Ectoplasma mit Grundsubstanzen inniger zusammen — —." (L. c. S. 747). „Das Ectoplasma ist ein Grenzbegriff der Übergangsformationen" (L. c. S. 750). Nur die erste von diesen Auffassungen deckt sich mit jener, die ich in meinen Arbeiten vertrete!

Bildungsweise zulässt) zu nennen sind[1]), wenden sich besonders gegen die von mir vertretene Auffassung des Sachverhaltes und gegen die Anwendung des Namens Exoplasma in der Nomenclatur der Grundsubstanzgewebe. Auch Heidenhain, welcher sich in seinem Buche (1907) eigentlich an die Seite der Vertreter der plasmatischen Natur der Grundsubstanzen gestellt hat, spricht sich ganz entschieden gegen die Benützung dieses Namens und gegen jede Identifizierung der hier in Betracht kommenden Substanzen aus[2]).

Man könnte meinen, dass der Nachweis der exoplasmatischen Natur der verschiedenen Zellmembranen, Kapseln und Krusten schon an sich auf die Deutung der mit ihnen seit Jahrzehnten in eine Reihe gestellten Grundsubstanzen einen gewissen Einfluss haben könnte, aber diese Voraussetzung hat sich nicht bewährt. Die Arbeiten von Leydig und Renaut sind Mitte der achtziger Jahre erschienen und noch heute muss man die plasmatische Natur der Grundsubstanzen von neuem und neuem nachweisen, ehe es gelingt, die alte Secretionstheorie vollkommen zu verdrängen. Die Bedenken der Autoren beziehen sich, da ja doch die meisten von ihnen schon das Übrige zulassen, hauptsächlich auf die Anwendung des Namens Exoplasma, und doch ist es, wie ich anderswo nachzuweisen suchte[3]), klar, dass er durch keinen anderen und am wenigsten durch den von Heidenhain vorgeschlagenen Namen „Meta-

[1]) Die ausführliche Arbeit von Merkel (Anatom. Hefte Bd. 38) ist mir erst, nachdem sich dies im Drucke befand, durch die Freundlichkeit des Verfassers in die Hände gekommen.

[2]) Ganz ablehnend verhält sich gegenüber der Exoplasmalehre auch Retterer (z. B. Journ. de l'anat. 1904). Die Anlage der Grundsubstanz sollte zwar auch nach ihm protoplasmatisch sein, doch differenziert sich diese nach ihm später in ein „Hyaloplasma" und ein „chromophiles Plasma". In ersterem entstehen jetzt die Bindegewebsfibrillen, während aus letzterem, auch durch dessen Neubildung, die Körper der Bindegewebszellen ihren Ursprung nehmen.

[3]) Sitzungsberichte der Königl. böhm. Ges. d. Wiss. in Prag. Jg. 1907

plasma“ ersetzt werden kann. Um die Berechtigung meiner Anschauungsweise von neuem zu beweisen, werde ich jetzt am Ende der vorliegenden Arbeit einen Vergleich zwischen den wirklichen Exoplasmen des Epidermisgewebes und den Grundsubstanzen versuchen.

Wie beim Besprechen des Epidermisgewebes muss man auch bei dem der Grundsubstanzgewebe auf folgende voneinander unabhängige Prozesse Rücksicht nehmen: 1. Die eigentliche Exoplasmabildung, 2. chemische Prozesse, durch welche die Natur des Exoplasmas geändert wird und 3. die Bildung von Tonofibrillen, die hier den Namen „Bindegewebsfibrillen“ tragen.

1. Das Exoplasma — Grundsubstanz.

Beim Besprechen des Epidermisgewebes habe ich oben darauf aufmerksam gemacht, dass dessen Exoplasma teils in der Form von dünnen Membranen, teils in derjenigen von breiten Krusten (exoplasma sensu str.), zu welchen letzteren auch die sogenannten Deckplatten zuzurechnen sind, auftritt. Solche breite Schichten können, wie ich daselbst zeigte, auch auf einmal durch Umbildung des ursprünglich an der betreffenden Stelle sich befindenden Plasmas entstehen. Ich betonte weiter sehr nachdrücklich den Umstand, dass sich das gegenseitige Verhalten der beiden Plasmaarten und die eigentliche Natur des Exoplasmas nur im letzteren Falle mit Vorteil beurteilen lässt und erklärte besonders jene Fälle für sehr lehrreich, in denen das Exoplasma fibrillenfrei ist oder wenigstens spärliche Fibrillen enthält. Genau dasselbe gilt auch von den Grundsubstanzen. Ich halte aus diesen Gründen z. B. gewisse, in letzter Zeit auf ihre Genese genauer studierte Knorpelgewebe, in denen die Grundsubstanz zuerst nur in der Gestalt von feinen Scheidewänden zwischen den

Zellen entsteht[1]), für sehr wenig geeignet zur Lösung unserer Frage. Die erste Anlage des Gewebes ist jedenfalls auch hier deutlich protoplasmatisch, aber die Kapselbildungen, welche man da (Ammocötes!) beobachtet, verleiten gar zu leicht zu der Annahme, dass sich da die Grundsubstanz durch Secretion, und zwar durch Apposition immer neuer Secretschichten entwickelt. Einen viel grösseren Nachdruck würde ich auf jene Fälle legen, in denen sich die Grundsubstanz gleich anfangs in grossen Massen auf einer deutlich protoplasmatischen Grundlage bildet; in diesen lassen sich die gegenseitigen Beziehungen des Zellplasmas (Endoplasma) zu dieser Grundsubstanz (Exoplasma) viel besser beurteilen. Aus einer grösseren Reihe von mir in dieser Beziehung untersuchter Fälle kann ich hier besonders zwei hervorheben. Das Knorpelgewebe der Selachier, auf dessen abweichende Chondrogenese ich 1903 (b) aufmerksam machte und das junge Zahnpapillengewebe derselben Tiere, welches ich unlängst (1907) in einer Abhandlung besprochen habe.

Die ersten Stadien der gewöhnlichen Chondrogenese erinnern an die Bildung von dünnen Zellmembranen, z. B. von solchen, wie man sie bei Amphioxus in der Epidermis findet. Das Protoplasma der Zelle selbst erfährt hier gar keine Veränderungen, sondern bildet einfach eine dünne Haut an seiner Oberfläche, wobei die Art und Weise, auf die es geschieht, nicht näher verfolgt werden kann. Die Verhältnisse bei der Chondrogenese bei Selachiern oder die Genese des Papillengewebes derselben Tiere erinnern dagegen an analoge Verhältnisse, wie wir sie z. B. in den Epidermiszellen der Säugetiere beobachtet haben. Zuerst verändert sich das gesamte Zellplasma in einer bestimmten Richtung und e r s t d a n n kommt es zur Differenzierung beider

[1]) Vergl. die Untersuchungen über die Schwanzflossenknorpel von Ammocötes (S c h a f f e r) und jene über die Extremitätenknorpel von Lophius (S t u d n i č k a).

Plasmaarten[1]). Es erscheint in der Umgebung des Zellkernes ein frisches Endoplasma, während sich die übrige Plasmasubstanz in ein Exoplasma umbildet. Wir haben, wie man sieht, an beiden Seiten genau dieselben zwei Typen; im Epidermisgewebe überwiegt der erste Typus, bei dem zuerst dünne Zellmembranen entstehen, in Grundsubstanzgeweben der zweite. Mit Ausnahme gewisser Knorpel und knorpelähnlicher Gewebe wird hier das Exoplasma — Grundsubstanz — immer auf einmal und in grossen Massen gebildet, während das Endoplasma — die Bindegewebszellen — in den Hintergrund tritt.

Das Exoplasma des Epithelgewebes behält meistens seine Individualität; es bildet sich an der Oberfläche von Zellen, welche in der Regel mittelst sehr früh, gleich nach der Zellteilung entstehender Intercellularlücken voneinander abgetrennt sind. Einheitliche intercelluläre dünne Scheidewände kommen im Epithelgewebe eigentlich nur selten und in unserem speziellen Falle (Epidermis) fast niemals vor. Anders verhalten sich in dieser Beziehung die Grundsubstanzgewebe. Auch sie entwickeln sich in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle (die zellfreien Grundsubstanzen lasse ich da absichtlich beiseite!) aus einem Gewebe, welche individualisierte, ebenfalls mittelst Zellbrücken (die weniger zahlreich, dagegen aber breit sind) zusammenhängende, einfach plasmatische Zellen enthält, zwischen denen sich ebenfalls wirkliche, durch eine eiweissreiche Urlymphe ausgefüllte, hier sehr breite Intercellularlücken befinden. Dieses Mesenchymgewebe steht, wie ich anderswo zeigen konnte, gewissen modifizierten Epithelarten ungemein nahe und seine Zellen können bereits zu dieser Zeit Exoplasmen bilden, resp., um die Sache richtiger zu charakterisieren, kann sich ihr Protoplasma in Exoplasma und Endoplasma differenzieren. Einen solchen Zustand finden wir meistens in

[1]) Genau solche Bilder hat seinerzeit auch Retterer (1900 Journ. de l'anat.) beobachtet.

den verschiedensten Arten des fibrillären Bindegewebes, z. B. im Subcutangewebe, auf dessen Genese ich vor Jahren (1903 c) aufmerksam gemacht habe. In allen anderen Fällen verschmelzen die Zellen schon früher oder nachdem sie schon ihr Plasma differenziert haben, miteinander und so entsteht im ersteren Falle zuerst ein wirkliches Syncytium, in dem anderen Falle dagegen gleich ein Gewebe mit isolierten oder teilweise mittelst Verbindungen zusammenhängenden Endoplasmen und mit einheitlichem für alle Endoplasmazellen gemeinschaftlichen Exoplasma. Noch einen dritten Fall kann man beobachten. Die Bildung des Exoplasmas, welches zuerst nur in der Form von dünnen Scheidewänden entsteht, kann auch gleichzeitig mit dem Verschmelzen der Mesenchymzellen geschehen. Einen solchen Fall habe ich vor Jahren (1903 b) aus dem Extremitätenknorpel von Lophius beschrieben, während die anderen zwei Modi bei der Chondrogenese des Schwanzflossenknorpels von Ammocötes (Schaffer), resp. bei jener der Selachier (Studnička) beobachtet wurden. Der von Hansen (1899) hervorgehobene Modus der Grundsubstanzbildung, in dem die Endoplasmazellen von festen kapselartigen Übergangsschichten — dem Exoplasma sens. str. — umgeben sind, welche erst den Übergang in die eigentliche Grundsubstanz vermitteln, lässt sich nur in einigen Grundsubstanzgeweben und hauptsächlich in gewissen Knorpeln beobachten. Eine allgemeine Verbreitung hat er bei weitem nicht.

Das Exoplasma, welches dort, wo Bindegewebsfibrillen vorhanden sind, in der Form einer Interfibrillärsubstanz auftritt, kann verschiedene Konsistenz haben. Es unterscheidet sich manchmal nur unbedeutend vom Endoplasma, ist ein anderes Mal schleimartig und kann wieder in anderen Fällen (Hyalinknorpel) bedeutend fest sein.

Schon in der Epidermis haben wir sehr häufig beobachtet, dass die Strukturelemente des Exoplasmas undeutlich oder

überhaupt unsichtbar waren, und zwar auch in solchen Fällen, in denen es vollkommen sicher war, dass da solche vorhanden sind. Die sonst sehr deutlichen Tonofibrillen werden oft undeutlich und bei Myxine werden sie in den oben beschriebenen Kapselbildungen vollkommen verdeckt. Es handelt sich da um Maskierung der Fibrillen, welche besondere Stoffe, die aus der Zelle ausgeschieden werden, bedingen.

Genau dasselbe beobachten wir in vielen Grundsubstanzgeweben. Viele von ihnen behalten ihr Exoplasma — Grundsubstanz — vollkommen rein und die Tonofibrillen derselben treten mit der grössten Deutlichkeit hervor; dies gilt in erster Reihe von allen Arten der fibrillären Bindegewebe, doch auf der anderen Seite erreichen im Hyalinknorpel und im Knochengewebe die Ausscheidungsprozesse ihren Höhepunkt, und die Grundsubstanz wird durch dieselben auf die allgemein bekannte Weise stark verändert und hart gemacht.

Die Unterschiede zwischen Grundsubstanzgeweben und Epithelgewebe, die trotz aller Übereinstimmungen gar zu auffallend sind, lassen sich durch die ziemlich verschiedene Aufgabe dieser beiden Gewebsarten erklären. Auf diese Weise erklärt es sich auch, warum das Exoplasma in Grundsubstanzgeweben meistens in grossen Massen entsteht, während es in Epithelien, abgesehen von Kolbenzellen und der Epidermis der Amnioten, nur spärlich vorhanden ist. Grössere Exoplasmamassen können in Epithelgeweben in der Regel nur an der freien Oberfläche derselben abgelagert werden und es entstehen auf diese Weise die verschiedenen Cuticularschichten, denen wir in der Tierreihe begegnen, resp. die Anlagen derselben, welche dann durch verschiedene aus den Epithelzellen ausgeschiedene Stoffe durchtränkt und verhärtet werden. Genauere Nachrichten über alle diese Prozesse fehlen uns jedenfalls bisher.

2. Das Endoplasma — Bindegewebszelle.

Das Endoplasma, welches bereits im Epidermisgewebe und noch im Chordagewebe sehr selbständig in der Gestalt von „Endoplasmazellen" aufgetreten ist, erhält in Grundsubstanzgeweben eine — wenn möglich — noch grössere Selbständigkeit, und da sich das Exoplasma an dem cellulären Aufbau des Gewebes nicht mehr beteiligt, präsentiert es sich hier allein als eine Zelle, die Bindegewebszelle. Auch hier können die Zellen einen recht verschiedenen Wert haben. Eine embryonale Knorpelzelle von Lophius z. B. enthält in ihrem Körper genau dasselbe Protoplasma, wie die benachbarten nackten Mesenchymzellen, während eine embryonale Knorpelzelle bei Selachiern nur einer geringen centralen Partie des Protoplasmas der ursprünglichen Mesenchymzelle entspricht, und nicht einmal dies erscheint ganz sicher. Es ist immer noch sehr wahrscheinlich, dass es sich da um neugebildetes Protoplasma handelt. Genau so wie im Selachierknorpel verhält sich die Sache in den meisten Grundsubstanzgeweben; ich erwähne da nur das von mir vor einiger Zeit (1907) untersuchte junge Zahnpapillengewebe der Selachier.

Wichtige Unterschiede zwischen Epidermis und Grundsubstanzgewebe bestehen in folgenden Umständen: In der Epidermis sind die Zellen voneinander abgetrennt und zwischen ihnen befinden sich die bekannten Intercellularlücken, in dem anderen Gewebe ist das Exoplasma meistens einheitlich. Infolgedessen muss die Ernährung in beiden Fällen auf verschiedenen Wegen geschehen. Im Epidermisgewebe geschieht sie auf dem Wege der Intercellularlücken, während in Grundsubstanzgeweben die Ernährungsstoffe, falls da keine andere Vorrichtung zur Erleichterung der Ernährung vorhanden ist, und dies ist oft der Fall, die Grundsubstanz passieren müssen. In einer ganzen Reihe von Grundsubstanzgeweben bleiben die

Endoplasmen — Bindegewebszellen — im direkten Zusammenhange und die Ernährung geschieht dann auf dem Wege durch das Plasma selbst; sie ist wahrscheinlich selbst die Ursache der breiten endoplasmatischen Intercellularverbindungen, wie man solche z. B. in den fibrillären Bindegewebsarten allgemein beobachten kann. In den mehr passiven Knorpelgeweben genügt es, wenn die Ernährung auf die erstere Weise durch die Vermittlung der Grundsubstanz geschieht.

Die Umstände, auf welche wir da soeben hingewiesen haben, beeinflussen stark auch die Gestalt der Bindegewebszellen. Im Knorpelgewebe ist die Gestalt der Zellen bekanntlich meistens rundlich und die Abweichungen davon lassen sich durch den gegenseitigen Druck der Zellen aneinander, durch Spannungen im Gewebe usw. erklären; auch die lang spindelförmigen Formen von solchen Zellen kann man sich mechanisch dadurch erklären, dass sie durch die Struktur der Grundsubstanz, Verlauf der Fibrillen usw. auf irgend welche Weise bedingt sind. In allen diesen Fällen verhalten sich die Endoplasmakörper so wie einzelne Flüssigkeitstropfen, genau so, wie wir es oben bei den Endoplasmen der Epidermiszellen gesehen haben. Hie und da sieht man an solchen Zellen Fortsätze. Man kennt z. B. Knorpelzellen mit drei oder mehreren Fortsätzen; auch dafür haben wir immer noch Analogien im Epidermis- oder im Chordagewebe. Anders verhält es sich nur dann, wenn die Zellen mittelst ihrer Fortsätze miteinander zusammenhängen, wodurch inmitten des gemeinsamen Exoplasmas — der Grundsubstanz — ganze endoplasmatische Netze entstehen können. Ein solches Verhalten findet natürlich in Epithelgeweben nirgends auch nur annähernd eine Analogie und lässt sich nur durch das Bedürfnis einer besseren Ernährung und den Mangel an Intercellularlücken im Grundsubstanzgewebe erklären.

Noch eine, und zwar ziemlich schwierige Frage, bleibt da schliesslich zu besprechen. Ich habe oben darauf hinge-

wiesen, dass in den „Gesamtzellen" der Epidermis und des Chordagewebes das Endoplasma vollkommen schwinden kann, ohne dass die Zelle dadurch zugrunde gehen müsste. Es gibt auf diese Weise wirkliche „Exoplasmazellen". Man muss jetzt fragen, ob etwas Ähnliches auch in Grundsubstanzgeweben geschehen kann, ob auch hier die Körper der Bindegewebszellen schwinden können, so dass an der betreffenden Stelle nur der Zellkern übrig bleibt. Eine Beantwortung dieser Frage ist nicht so einfach. Man findet jedenfalls sehr oft scheinbar „nackte" Zellkerne in den verschiedensten Bindegewebsarten; immer setzt man jedoch schweigend voraus, dass es sich da nur um spindelförmige Zellen handelt, deren Körper ganz klein ist und durch den Schnitt so getroffen wurde, dass er nicht zu sehen ist. Man rechnet immer mit der Kleinigkeit der Bindegewebszellen und doch ist es vollkommen möglich, dass hie und da die Zellkörper vollkommen schwinden. Ganz sicher geschieht dies in gewissen Knorpelarten. Seit langer Zeit sind hier die sog. „Intercalarzellen" der Chondrogenese bekannt. Es sind das Zellen, deren Körper sich in toto in Grundsubstanz umwandelt, worauf aber auch der Zellkern zugrunde geht. Nun scheint es, dass sich zwar nicht im typischen Knorpel, aber in gewissen knorpelähnlichen Geweben solche Zellkerne erhalten, so dass man da in der Tat mit wirklichen „nackten", in Grundsubstanz eingelagerten Zellkernen zu tun hat. Ähnliche Zellkerne wurden unlängst von Schaffer aus den Geweben erwachsener Tiere beschrieben und ich verweise auf seine Abbildungen (1907, Fig. 6, 12). Er meint, dass es sich da um „verdämmernde Zellen" handelt. In ganz jungen Geweben kann sich die Sache übrigens auch anders verhalten, wie das folgende Beispiel zeigen wird: Bei jungen Embryonen von Spinax niger (Länge etwa 13 cm) habe ich z. B. junges fibrilläres Bindegewebe untersucht und konnte daselbst an der Oberfläche der sehr grossen und prachtvoll ausgebildeten Zellkerne keine Bindegewebszellen

(kein Endoplasma) entdecken. Das ganze Gewebe sah so aus, wie ein grosses, überall zusammenhängendes Syncytium mit zahlreichen Zellkernen, und doch hatte man da schon eine unverkennbare fibrillenführende Grundsubstanz und kein primitives Protoplasma eines Syncytiums vor sich. Ich kann mir den Fall nicht anders erklären, als durch die Annahme, dass sich da die Endoplasmazellen inmitten der stark veränderten Plasmamasse bisher noch nicht ausgebildet haben. Anders gesagt, dass es da zur Differenzierung der beiden Plasmaarten noch nicht gekommen ist. Die Sache ist höchst interessant und verdiente, an einer anderen Stelle näher besprochen zu werden.

3. Die Tonofibrillen — Bindegewebsfibrillen.

Auf die Analogien der Bindegewebsfibrillen mit Tonofibrillen des Epidermisgewebes [1]) habe ich schon vor Jahren (1902 b) hingewiesen, und so werde ich mich hier nur mit dem Hervorheben einiger neuer Einzelheiten, auf welche ich seit der Zeit aufmerksam wurde, begnügen.

Die Tonofibrillen des Epithelgewebes entwickeln sich teils auf der Grundlage einer primitiveren Struktur des Endoplasmas, in dem sie entweder lebenslang verbleiben oder aus dem sie bei der Differenzierung der beiden Plasmaarten in das Exoplasma übergehen, oder schliesslich entstehen sie direkt schon im Exoplasma. In Grundsubstanzgeweben kann man vielfach schon auf der ersten Entwickelungsstufe im reinen Protoplasma reichliche Tonofibrillen beobachten, welche in ihrem Verhalten vollkommen den Tonofibrillen des Epithelgewebes entsprechen. Nachdem sich aus diesem Protoplasma das Exoplasma einer Grundsubstanz bildet, gehen sie alle in dieses über. Einen sehr schönen hierher gehörenden Fall fand ich z. B. in dem

[1]) Und der Neurogliafasern! — Vergleiche auch Masur (1907).

jungen Papillengewebe der Dentinzähne der Selachier (1908). Anderswo entstehen die Fibrillen schon direkt im Exoplasma der Grundsubstanz. Einen hierher gehörenden Fall findet man z. B. in den von v. Ebner genau in dieser Beziehung untersuchten Chordascheiden und ganz sicher muss man auch die Verhältnisse bei der Dentinbildung (v. Korff) hierher rechnen. Fälle, in denen die im frischen Protoplasma (Endoplasma) entstehenden Fibrillen in diesem lebenslang verbleiben und auf diese Weise niemals in ein Exoplasma — Grundsubstanz — übergehen würden, kommen, wenn überhaupt, nur ausnahmsweise vor.

Genau so wie die Tonofibrillen des Epithelgewebes können also auch jene der Grundsubstanzgewebe sowohl im Endoplasma wie im Exoplasma[1]) entstehen, und somit erklärt man sich die Divergenzen in den Angaben der Autoren, welche die Veranlassung zu einem seit Decennien sich hinziehenden Streite gegeben haben.

Die Fibrillenbündel, welche im Epithelgewebe selten eine grössere Mächtigkeit erreichen, sind, wenn man vielleicht vom Hyalinknorpel absieht, in Grundsubstanzgeweben eine allgemeine Erscheinung und erreichen da eine grosse Mächtigkeit. Dies lässt sich aus der viel wichtigeren Rolle, welche die Tonofibrillen in Grundsubstanzgeweben überhaupt zu spielen haben, leicht erklären. Die Art und Weise, auf welche hier solche Fibrillenbündel entstehen, ist eigentlich bisher nicht genau festgestellt, aber es lässt sich voraussetzen, dass es sich da um Längsspaltung der Elementarfibrillen und nicht um deren Neubildung handelt. Auch in dieser Beziehung unterscheiden sich die Verhältnisse nicht von denen im Epithelgewebe.

Eine ganz besondere, bisher nicht genauer ermittelte Stellung nehmen unter den fadenförmigen Bildungen der Grund-

[1]) Oder wie es Lwoff und Golowinski finden an der Grenze von beiden.

substanzgewebe die elastischen Fasern ein. Es handelt sich in ihnen ganz sicher nicht um Elementargebilde, die man den collagenen Fibrillen zur Seite stellen könnte; die betreffenden Gebilde sind dazu meistens zu dick, und sie verbinden sich auf eine Weise, die man bei collagenen Fasern niemals beobachten kann, netzartig miteinander und können zu umfangreichen gefensterten oder kontinuierlichen Lamellen zusammenfliessen. Die innere Struktur der elastischen Fasern ist bisher niemanden gelungen aufzuklären, und so müssen wir uns, bevor eine Methode, mit der man da vorwärts kommt, gefunden sein wird, nur mit Vermutungen begnügen. Ich selbst würde die elastischen Fasern zur Seite der eigentümlichen Fäden der „Fadenzellen" und der „Fadenkörperzellen" der Myxinoiden stellen und erblicke in ihnen ebenso, wie ich es von diesen vorausgesetzt habe, hyalinisierte Fibrillenbündel[1]). Das Verhalten der elastischen Fasern, ihr Verbinden zu Netzen und die Bildung von gefensterten Lamellen usw. würde auf diese Weise auf einmal vollkommen aufgeklärt sein.

1) Vergl. auch Reinke (Arch. f. m. Anat. Bd. 43. S. 390), und Füss Virchows Archiv. Bd. 182.)

Brünn, im November 1908.

Literaturverzeichnis[1]).

1. *Apathy, S. von (1908), Der Vergleich der Neurofibrillen mit Protoplasmaströmen oder Protoplasmafasern. Folia neurobiol. Bd. 1.
2. Apolant, H. (1901), Über den Verhornungsprozess. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 57.
3. Beard, J. (1889) Morphological studies. 3. The nature of the Teeth of the marsipobranch Fishes. Zoolog. Jahrbücher. Vol. 3.
4. Beneke, (R.) (1895) Epithelfaserung der menschlichen Oberhaut. Verh. d. Ges. deutsch. Naturf. u. Ärzte auf. d. 66. Vers. in Wien.
5. Behrends, G. (1892) Über Hornzähne. Nova acta acad. Leopold. Bd. 58.
6. Bering, F. (1904), Zur feineren Anatomie der Oberhaut. Monatsh. f. prakt. Dermatol. Bd. 39.
7. Blochmann, Fr. (1897), Zur Epithelfrage bei den Cestoden. Zoolog. Anzeiger.
8. Blomfield, J. E. (1882), On the thread cells and epidermis of Myxine. Quart. Journ. of micr. Science. Vol. 30.
9. Bowen, John T. (1889), The epitrichial layer of the human epidermis. Anat. Anzeiger, Bd. 4.
10. Branca, A. (1899), Sur les filaments d'union. Compt. rend. soc. de biol. S. XI.
11. — (1900), Recherches sur la cicatrisation épithéliale (épithéliums pavimenteux stratifiés). Journal de l'anat. et de physiol. Ann. 35.
12. — (1906), Sur les fibrilles épidermiques des productions cornées. Compt-rend. assoc. anat. 8. réunion, Bordeaux.
13. — (1907), Recherches sur la keratinisation. I. Le diamant du poulet. — II. Le diamant du canard. Journal de l'anat. et de physiol. Ann. 43.
14. Brunn, A. von (1897), Haut (Integumentum commune). In C. v. Bardelebens Handbuch der Anatomie, Bd. V. Abt. 1.
15. Cajal, Ramon y (1886), Contribution à l'étude des cellules anastomosées des épithéliums pavimenteux stratifiés. Internat. Monatschr. f. Anat. Bd. 3.

[1]) Die mit * bezeichneten Schriften waren mir nicht zugänglich.

16. Carnoy, J. B. (1884), Biologie cellulaire. Lierre.
17. Carrière, J. (1884), Die postembryonale Entwickelung der Epidermis des Siredon pisciformis. Archiv. f. micr. Anat. Bd. 24.
18. Cartier, O. (1874), Studien über den feineren Bau der Haut bei den Reptilien. Verhandl. d. phys. med. Ges. Würzbg. N. F. 3, V.
19. *Ciaccio, J. V. (1866), Intorno alla minuta fabbrica della pelle della rana esculenta. Giornale di sc. naturali ed economiche. Vol. 2. Palermo.
20. Cohn, Th. (1894), Über Intercellularlücken und Kittsubstanz Anat. Hefte Bd. 5.
21. Duval, Mathias (1900), Précis d'histologie. Paris, Masson.
22. Eberth, C. J. (1866), Zur Entwickelung der Gewebe im Schwanzende der Froschlarven. Arch. f. micr. Anat. Bd. 2.
23. Ebner, Viktor v. (1906), Über die Entwicklung der leimgebenden Fibrillen usw. Sitzungsberichte der Akademie in Wien Bd. 115. Abt. 3.
24. Ehrmann, S und Fick, J. (1905), Einführung in das microscopische Studium der normalen und kranken Haut. Wien. Hölder.
25. *Ficalbi, E. (1888), Ricerche istologiche sul tegumento dei serpenti Arch. d. soc. Toscana s. sc. natur. Vol. 9. (Arch. ital. biol. T. 10.)
26. *— (1897), Ricerche sulla struttura intima della pelle degli anfibi. Atti della reg. accademia Peloritana in Messina. Anno 11.
27. Fischel, Alf. (1900), Zur Histologie der Urodelen-Cornea und des Flimmerepithels. Anat. Hefte. Bd. 15.
28. Flemming, W. (1878), Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 16.
29. — (1882), Zellsubstanz, Kern und Zellteilung. Leipzig, Vogel.
30. — (1883), Über den Inhalt der Intercellularlücken in geschichteten Epithelien. Mitth. d. Ver. Schlesw. Holst. Ärzte. Heft. 10.
31. — (1895), Über Intercellularlücken des Epithels und ihren Inhalt. Anat. Hefte. Bd. 6.
32. Foa, C. (1900), Über die feinere Struktur der geschichteten Pflasterepithelien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 55.
33. Foettinger, A. (1876), Recherches sur la structure de l'épiderme des cyclostomes. Bull. de l'acad. roy. de Belgique. Sér. 2. T. 61.
34. Garten, S. (1895), Die Intercellularbrücken und ihre Funktion. Arch. f. Anat. u Physiol. Anat. Abt.
35. Gaupp, Ernst (1904), Eckers und Wiedersheims Anatomie des Frosches. Abt. 3. Braunschweig. Vieweg.
36. Goette, Alex (1875), Die Entwickelungsgeschichte der Unke. Leipzig.
37. Guitel, F. (1888), Recherches sur les Lépadogastres. Archives. de zool. expér. et général. Sér. 2. T. 6.
38. Gurwitsch, Al. (1900), Zur Entwickelung der Flimmerzellen. Anatom. Anzeiger Bd. 17.
39. — (1901), Die Vorstufen der Flimmerzellen und ihre Beziehungen zu Schleimzellen. Ibidem. Bd. 19.
40. — (1904), Morphologie und Biologie der Zelle. Jena, Fischer.

41. Haase, A. (1900), Untersuchungen über den Bau und die Entwickelung der Haftlappen bei den Geckotiden. Arch. f. Naturgesch.

42. Hammar, J. A. (1897), Über eine allgemein vorkommende primäre Protoplasmaverbindung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 49.

43. Hansen, F. C. C. (1899), Über die Genese einiger Bindegewebsgrundsubstanzen. Anat. Anz. Bd. 16.

44. Hatschek, B. (1889), Verhandl. d. Anatom. Ges. Vers. Berlin.

45. Heidenhain, Martin (1893), Die Hautdrüsen der Reptilien. Sitzber. d. phys. med. Ges. in Würzburg.

46. — (1899), Beiträge zur Aufklärung des wahren Wesens der faserigen Differenzierungen. Anatom. Anzeiger. Bd. 16.

47. — (1899. 1901), Struktur der contractilen Materie. Ergebnisse der Anat. u. Entwg. Bd. 8. und 10.

48. — (1900), Über die Centralkapseln und Pseudochromosomen in den Samenzellen von Proteus usw. Nebst einem Anhang: Orientierungstabelle über die wabigen, fädigen und membranösen Differenzierungen des Zellkörpers. Anatom. Anzeiger. Bd. 18.

49. — (1907), Plasma und Zelle. Abt. 1. Allgemeine Anatomie d. lebenden Masse. Jena, Fischer.

50. Henneguy, F. (1896), Leçons sur la cellule. Paris, Carré.

51. Hertwig, O. (1906), Allgemeine Biologie. Jena, Fischer.

52. Herxheimer, K. (1889), Über eigentümliche Fasern in der Epidermis und im Epithel verschiedener Schleimhäute, Archiv. f. Dermatol. und Syphilis. Bd. 21.

53. — (1899), Über die Struktur des Protoplasmas der menschlichen Epidermiszellen. Archiv. f. mikr. Anat. Bd. 55.

54. — (1899 b), Nachtrag und Berichtigung meiner Arbeit „über die Struktur des Protoplasmas der menschlichen Epidermiszelle“. Ibidem. Bd. 54.

55. Hodara, M. (1897), Das Verhalten der Epithelfaserung während der Entwickelung der weichen Muttermäler und der alveolären Carcinome. Monatsh. f. prakt. Dermat. Bd. 25.

56. Hoyer, H. (1901), Über den Bau des Integuments von Hippocampus. Bullet. internat. de l'acad. des sc. de Cracovie.

57. Jakoby, M. (1894), Die Hornzähne der Cyclostomen nach Untersuchungen an Myxine glutinosa, Petromyzon fluviatilis und marinus. Archiv. f. mikr. Anat. Bd. 43.

58. Ide, Manille (1888), La membrane des cellules épithéliales et les ponts intercellulaires. La Cellule, T. 4.

59. — (1889), Nouvelles observations sur les cellules épithéliales. La Cellule, T. 5.

60. Joseph, H. (1900), Beiträge zur Histologie des Amphioxus. Arbt. aus. d. zool. Inst. in Wien, Bd. 12.

61. — (1902), Beiträge zur Flimmerzellen und Centrosomenfrage. Ibid. Bd. 14.

62. — (1904), Beurteilung gewisser granulärer Einschlüsse des Protoplasmas. Verh. anat. Ges. 19. Vers.

63. Joseph, H. (1908), Die epidermoidalen Sinneszellen des Amphioxus. Anat. Anz. Bd. 32.
64. Kaensche, (1888), Beiträge zur Kenntnis der Metamorphose des Ammocoetes branchialis in Petromyzon. Zoolog. Beiträge von Schneider, Bd. 2.
65. Kapelkin, W. (1896), Der histologische Bau der Haut von Petromyzon. Bull soc. natur. Moscou.
66. Kerbert, C. (1877), Über die Haut der Reptilien und anderer Wirbeltiere Arch. f. mikr. Anat. Bd. 13.
67. Klaatsch, H. (1898), Die Intercellularstrukturen an der Keimblase des Amphioxus. Sitzungsb. d. Akad. Berlin.
68. Koelliker. A. (1860). Über den Inhalt der Schleimsäcke der Myxinoiden und die Epidermis der Neunaugen. Würzburger Verhandlungen. Bd. 1.
69. Koppen, H. (1901). Über Epithelien mit netzförmig angeordneten Zellen und über die Flossenstacheln von Spinax niger. Zool. Jahrb. Anat. Abt.
70. Krauss, F. (1905), Der Zusammenhang zwischen Epidermis und Cutis bei Sauriern und Krokodilen. Archiv. f. mikr. Anat. Bd. 67.
71. Kreibich, (1901), Zur Blasenbildung und Cutis-Epidermisverbindung. Archiv. f. Dermatol. u. Syphilis. Bd. 63.
72. Kromayer, E. (1892), Die Protoplasmafaserung der Epithelzelle. Archiv. f. mikr. Anat. Bd. 39.
73. — (1895), Einige epitheliale Gebilde in neuer Auffassung. Dermatol. Zeitschrift. Bd. 2.
74. — (1897), Zur Epithelfaserfrage. Monatsh. f. prakt. Dermatol. Bd. 24.
75. — (1899), Die Parenchymhaut und ihre Erkrankungen. Archiv. f. Entwmechanik. Bd. 7.
76. Krompecher, E. (1904), Über Verbindungen, Übergänge und Umwandlungen zwischen Epithel, Endothel und Bindegewebe. Zieglers Beitr. z. path. Anat. Bd. 37.
77. Kwietniewski, C. (1905), Ricerche intorno alla struttura istologica dell integumento dei selachii. Padova.
78. Langerhans, P. (1873), Über die Haut der Larve von Salamandra maculosa. Archiv. f. mikr. Anat. Bd. 9.
79. — (1876), Untersuchungen über den Bau des Amphioxus lanceolatus. Morphol. Jahrbuch, Bd. 2.
80. Leuckart, R. (1856), Verh. d. phys. med. Ges. zu Würzburg.
81. Leydig, F. (1852), Beiträge z. mikr. Anatomie u. Entwickelungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig, Engelmann.
82. *— (1853), Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische u. Reptilien. Berlin 1853.
83. — (1868), Über Organe eines sechsten Sinnes. Nova acta acad. Leop. Vol. 34.
84. — (1876), Die Hautdecke und die Hautsinnesorgane der Urodelen. Morphol. Jahrbuch. Bd. 2.
85. — (1876b), Über die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 12.

86. *Leydig, F. (1879), Neue Beiträge zur anatomischen Kenntnis der Hautdecke und Sinnesorgane der Fische. Festschr. z. Feier d. 100jähr. Best. d. naturf. Ges. zu Halle.
87. — (1883), Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Tiere. Bonn.
88. (1885), Zelle und Gewebe. Bonn, Strauss.
89. Loeb, Leo. (1898), Über Regeneration des Epithels. Archiv. f. Entw.-Mech. Bd. 6.
90. Lönnberg, Einar (1901), Pisces (Fische) In: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. 6, Abt. 1. Leipzig. Winter.
91. Lwoff, W. (1884), Beiträge zur Histologie der Haut der Reptilien. Bull. soc. imp. des natur. Moscou.
92. Mall, Franklin, P. (1902), On the development of the connective tissues from the connective-tissue - syncytium. Amer. Journ. of. Anat. Vol. 1.
93. Marenghi, G. (1905), Alcune particolarità di struttura et di innervazione della cute dell' ammocoetes branchialis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 75.
94. *Marks, P. (1895), Untersuchungen über die Entwickelung der Haut. Inaug. Diss. Giessen.
95. Masur, Arthur, (1907), Beiträge z. Histologie u. Entwickelungsgesch. der Schmelzpulpa. Anatom. Hefte, Bd. 35.
96. Maurer, F. (1895), Die Epidermis und ihre Abkömmlinge, Leipzig. Engelmann.
97. Mercier, L. (1904), Sur la présence d'un exoplasma dans les cellules épithéliales de la queue du têtard de Rana temporaria. Compt. rend. soc. de biol. Paris. Tom. 57.
98. Merk, L. (1900), Über den Bau der menschlichen Hornzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 56.
99. — (1904), Die Verbindung menschlicher Epidermiszellen unter sich und mit dem Corium. Monatshefte f. prakt. Dermatol. Bd. 38.
100. *Migliorini, G. (1903), La fibrillazione protoplasmatica nelle cellule dell' epidermide ed in quelle dei tumori. Giorn. malatt. veneree. Vol. 33.
101. Müller, Heinr. (1864), Bemerkungen über die Epidermis von Petromyzon. Würzburger Verhandlungen. Bd. 5.
102. Nathusius, W. v. (1894), Die Fibrillen der Hornzellen der Haare. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 43.
103. Nicoglu, Ph. (1893), Über die Hautdrüsen der Amphibien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 56.
104. Nordquist, Harald (1908), Zur Kenntnis der Kolbenzellen der Schleie (Tinca vulgaris). Zoolog. Anzeiger. Bd. 33.
105. Nusbaum, Josef (1907), Materialien zur vergleichenden Histologie der Hautdecke der Wirbeltiere. Anat. Anzeiger. Bd. 30.
106. — und Kulczycki. W. (1906), Materialien zur vergleichenden Histologie der Hautdecke der Wirbeltiere. Anat. Anzeiger. Bd. 28.
107. Osava, G. (1896), Beitrag zur feineren Struktur des Integuments der Hatteria. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 44.

108. Oxner, M. (1905), Über die Kolbenzellen in der Epidermis der Fische. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 40.
109. Paulicki (1884), Über die Haut des Axolotls. Archiv. f. mikr. Anat. Bd. 24.
110. Polowzow, Wera (1902), Über kontraktile Fasern in einer Flimmerepithelart. Archiv. f. mikr. Anat. Bd. 63.
111. *Polverini, G. (1904), Contributo allo studio dei ponti intercellulari nello strato del Malpighi dellà cute umana. Sperimentale (Arch. biol.) Ann. 58. Fasc. 6. (Referat in Schwalbe Jahresber. Bd. 10, 1.)
112. Pfitzner, W. (1879), Die Leydigschen Schleimzellen in der Epidermis der Larve von Salamandra maculosa. Inaug.-Diss. Kiel.
113. — (1880), Die Epidermis der Amphibien Morphol. Jahrbuch Bd. 6.
114. Pogojeff, L. (1889), Über die Haut des Neunauges. Archiv. f. mikr. Anat. Bd. 34.
115. Prenant, A. (1899), Cellules vibratiles et cellules à plateau. Bibliogr. Anat. T. 7.
116. — (1905), Notes cytologiques. Arch. d'anat. microsc. T. 7.
117. — Bouin, P. Maillard, L. (1904), Traité d'histologie. T. I. Paris, Reinwald.
118 Rabl, H. (1897), Untersuchungen über die menschliche Oberhaut und ihre Anhangsgebilde. Archiv. f. mikr. Anat. Bd. 48.
119. — (1897b), Haut. Ergebnisse d. Anat. u. Entwg. Bd. 7.
120. — (1897c) Bleiben die Protoplasmafasern in der Körnerschicht der Oberhaut erhalten? Archiv. f Dermatol. u Sph. Bd. 41.
121. Ranvier, L. (1882), Sur la structure des cellules du corps muqueux de Malpighi. Compt. rend. ac. d. sciences, Paris. T. 95.
122. — (1888), Technisches Lehrbuch der Histologie (Übers. v, Nicati und Vyss) Leipzig, Vogel.
123. — (1900), Histologie de la peau. Arch d'anat. microsc. T. 3.
124. Rawitz, H. (1899), Über den Bau der Cetaceenhaut. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 54.
125. Reinke, Fr. (1906), Über die Beziehungen der Wanderzellen zu den Zellbrücken, Zellücken und Trophospongien Anat. Anzeiger. Bd. 28.
126. Remak, Robert (1855), Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbeltiere. Berlin.
127. *Renaut, J. (1885), Sur les fibres unitives des cellules du corps muqueux de Malpighi. Compt. rend. de la 14. sess. de l'assoc. franç. pour adv. des sciences.
128. — (1886), Tissu épithélial. Dictionnaire encyclopédique des sciences médicales (Dechambre-Lereboullet). Paris.
129. — (1887), Sur l'évolution épidermique et l'évolution cornée des cellules du corps muqueux de Malpighi. Compt. rend. acad. sc. Paris, T. 104.
130. — (1893, 1897), Traité d'histologie pratique. Paris, Rueff et Co. T. I. 1893. T. II. 1897.
131. Retterer, Éd. (1886), De l'évolution des éléments basilaires dans les épithéliums pavimenteux stratifiés. Compt. rend. soc. de biol.

132. Retterer, Éd. (1897), Epithélium et tissu réticulé. Arch. anat. et. physiol. T. 33.
133. — (1904), Structure et évolution du tegument externe. Journal de l'anat. et physiol. Ann. 40.
134. Retzius, G. (1905), Über den Bau der Haut von Myxine glutinosa. Biolog. Untersuchungen. N. F. Bd. 12.
135. *Robin, Ch. et Retterer, Éd. (1885), Artikel: »Peau«. Dictionnaire encyclop. des sciences médicales Paris.
136. Rolph, W. (1876), Untersuchungen über den Bau des Amphioxus lanceolatus. Morphol. Jahrbuch. Bd. 2.
137. Rosenstadt (1897), Über das Epitrichium des Hühnchens. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 49.
138. Schaffer, Josef (1905), Über den feineren Bau und die Entwickelung des Knorpelgewebes usw. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 80.
139. — (1907), Zur Histologie, Histogenese und phylogenetischen Bedeutung der Epiglottis. Anatom. Hefte. Bd. 33.
140. Schneider, K. C. (1902), Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena, Fischer.
141. Schridde, Herm. (1906), Die Protoplasmafasern der menschlichen Oberhaut. Archiv. f. mikr. Anat. Bd. 67.
142. Schuberg, Aug. (1891), Über den Zusammenhang der Epithel- und Bindegewebszellen. Sitzber. d. phys. med. Ges. Würzburg.
143. — (1893), Beiträge zur Kenntnis der Amphibienhaut. Zoolog. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 6.
144. — (1903), Untersuchungen über Zellverbindungen. 1. Teil. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. 74.
145. — (1908), Beiträge zur vergleichenden Anatomie und zur Entwickelungsgeschichte der Lederhaut der Amphibien. Ibidem. Bd. 90.
146. *Schubotz, H. (1908), Über Intercellularstrukturen und die Cuticula der Amphibienlarven. Arch. f. Biontologie. Bd. 1. (Referat in Schwalbes Jahresbericht Bd. 13, 1.)
147. Schultze, Max (1861), Die kolbenförmigen Gebilde in der Haut von Petromyzon und ihr Verhalten im polaris. Licht. Archiv. f. Anat. und Phys.
148. — (1861 b), Über Muskelkörperchen und das was man eine Zelle zu nennen habe. Arch. f. Anat. u. Phys.
149. Schultze, Oskar (1906), Über den Bau und die Bedeutung der Aussencuticula der Amphibienlarven. Archiv. f. mikr. Anat. Bd. 69.
150. *— (1906 b), Über Secretionserscheinungen in Epidermiszellen. Sitzungsber. d. Phys. med. Gesellsch. in Würzburg.
151. Schulze, F. E. (1867), Epithel und Drüsenzellen. Archiv. f. mikr. Anat. Bd. 3.
152. — (1869), Über cuticulare Bildungen und Verhornungen von Epithelzellen bei Wirbeltieren. Ibidem.
153. — (1888), Über die inneren Kiemen der Batrachierlarven. 1. Über das Epithel der Lippen usw. von Pelobates fuscus. Abhandl. d. Akad. Berlin.

154. Schulze, (1896). Über die Verbindung der Epithelzellen untereinander. Sitzungsber. d. Akad. Berlin.
155. — F. E. (1896b), Zellmembran, Cuticula, Pellicula und Crusta Verhandl. anat. Ges., Vers. in Berlin.
156. Schütz, J. (1896), Über den Nachweis eines Zusammenhanges der Epithelien mit dem darunter liegenden Bindegewebe in der Haut des Menschen. Archiv. f. Dermatol. u. Syphilis. Bd. 36.
157. — (1892), Beiträge zur Pathologie der Psoriasis. Archiv. f. Dermatol. Bd. 24.
158. Studnička, F. K. (1897), Über das Gewebe der Chorda dorsalis und den sog. Chordaknorpel. Sitzungsb. d. Kg. Ges. d. Wiss. in Prag. Math. nat. Cl.
159. — (1897b) Über die Struktur der sog. Cuticula und die Bildung derselben aus den intercellularen Verbindungen in der Epidermis. Ibidem.
160 — (1898), Über die intercellularen Verbindungen, den sog. Cuticularsaum und den Flimmerbesatz der Zellen. Ibidem.
161. — (1899), Über einige Modifikationen des Epithelgewebes. Ibidem.
162. — (1899b), Über Flimmer und Cuticularzellen mit besonderer Berücksichtigung der Centrosomenfrage. Ibidem.
163. — (1902), Über Stachelzellen und sternförmige Zellen in Epithelien. Ibidem.
164. — (1902b), Die Analogien der Protoplasmafaserungen der Epithel- und Chordazellen mit Bindegewebsfasern. Ibidem.
165. — (1903), Über das Epithel der Mundhöhle von Chimaera monstrosa Bibliogr. anatom. T. 11.
166. — (1903b), Histologische und histogenetische Untersuchungen über das Knorpel-, Vorknorpel- und Chordagewebe. Anat. Hefte. Bd. 21.
167. — (1903c), Schematische Darstellungen zur Entwickelungsgeschichte einiger Gewebe. Anatom. Anzeiger. Bd. 22.
168. — (1906), Drüsenzellen und Cuticulargebilde der Haut von Lepadogaster Anatom. Anzeiger. Bd. 29.
169. — (1907), Über einige Grundsubstanzgewebe. Ibidem. Bd. 31.
170. *Tischutkin, N. (1902), Über die faserige Struktur der epithelialen Schichten der Haut und die hornige Metamorphose des Epithels. Le physiologiste russe, 1901 (Referat in: Schwalbe, Jahresbericht, Bd. 8, l. p. 143.)
171. *Todd-Bowmann, (1845), Artikel: "Peau". Dictionnaire de Dechambre.
172. Unna, P. (1876), Beiträge zur Histologie und Entwickelungsgeschichte der menschlichen Oberhaut. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 12.
173. — (1883), Entwickelungsgeschichte und Anatomie der Haut. In Ziemssens Handbuch d. spez. Pathol. und Therapie.
174. — (1896), Über das Wesen der normalen und pathologischen Verhornung. Monatsh. f. prakt. Dermatol. Bd. 24.
175. — (1903), Neue Darstellung der Epithelfasern und die Membran der Stachelzellen. Ibidem. Bd. 37.
176. — (1908), Neue Tatsachen aus der feineren Anatomie der Oberhaut. Berlin.

177. Vejdovský, F. - Mrázek, A. (1903), Umbildung des Cytoplasmas während der Befruchtung und Zellteilung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 62.
178. Vignon, P. (1902), Recherches de cytologie générale sur les épithéliums. Arch. de zool. exp. et gén. Sér. 3. T. 9.
179. *Waldeyer, W. (1882), Untersuchungen über die Histogenese der Horngebilde. Beitr. z. Anat. u. Embr. Festschr. f. Henle.
180. Warren, Ernest (1902), On the teeth of Petromyzon and Myxine. Quart Journ. of micr. science. Vol. 45.
181. Weidenreich, F. (1900), Über Bau und Verhornung menschlicher Oberhaut. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 56.
182. — (1901), Weitere Mitteilungen über den Bau der Hornschicht der menschlichen Epidermis und ihren sog. Fettgehalt. Ibidem. Bd. 56.
183. Wilson, Edmund, B. (1900), The cell in development and inheritance. 2. Ed. New York. Macmillan.
184. Wolff, A. (1899), Ein Beitrag zur Kenntnis der Struktur der Cuticularmembranen. Anatom. Anz., Bd. 15.
185. Wolff, G. (1889), Die Cuticula der Wirbeltierepidermis. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. N. F. Bd. 16.
186. Zander, R. (1888), Untersuchungen über den Verhornungsprozess. 2. Der Bau der menschlichen Epidermis. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt.

Erklärung der Abbildungen.

(Alle Abbildungen wurden mit der Hilfe eines Abbeschen Zeichenapparates — Projektion auf das Niveau des Microscoptisches — gezeichnet).

Tafel 1/2.

(Vergrösserung überall: Zeiss, Apochr. homog. Immersion 1,5 Kompens Oc. 12.)

Fig. 1—15. Epidermiszellen von Amphioxus lanceolatus und ihre Teile.
Fig. 1. Fixierung: Sublimat — Färbung. Hämatoxylin nach Kleinenberg.
Fig. 2. Sublimat-Picrocarmin.
Fig. 3. Sublimat-Eisenhämatoxylin.
Fig. 4. Sublimat-Picrinsäure-Eisenhämatoxylin.
Fig. 5. Liq. Flemmingi — Eisenhämatoxylin.
Fig. 6. Liq. Flemmingi — Eisenhämatoxylin.
Fig. 7. Liq. Mülleri — Eisenhämatoxylin.
Fig. 8. Liq. Flemmingi — Eisenhämatoxylin.
Fig. 8b. Dasselbe schematisch.
Fig. 9. Sublimat-Eisessig — Hämatoxylin nach Delafield.
Fig. 10. Sublimat — Eisenhämatoxylin.
Fig. 11. Sublimat — Picrocarmin. — Von einer etwa 2 cm langen Larve
Fig. 12. Sublimat — Safranin. — Ein unmittelbar unter der Deckplatte die Zellen treffende Schnitt.
Fig. 13. Sublimat-Eisenhämatoxylin.
Fig. 14. Dasselbe Präparat. — Die Deckplatte flachgeschnitten.
Fig. 15. Liq. Flemmingi — Safranin. — Die Deckplatte flachgeschnitten.
Fig. 16—22. Epidermis junger Larven von Petromyzon.
Fig. 16. Epidermiszellen einer etwa 6 mm langen Larve von Petr. Planeri. Fixierung mit Chromsäure (?). Färbung mit Picrocarmin.
Fig. 17. Die Struktur der Deckplatte von einem etwa 12 mm langen Petromyzonembryo. Aus den niedrigen Epidermiszellen der caudalen Körperpartie.

Fig. 18. Epidermis eines 10 mm langen Embryo von Petromyzon fluviatilis; aus der Schwanzflosse. Fixierung mit Sublimat, Färbung mit Eisenhämatoxylin.

Fig. 19. Aus demselben Präparate. Epidermis aus der Körpermitte, dorsal.

Fig. 20. Aus demselben Präparate. Epidermis vor dem Geruchsorgane, aus der vordersten Körperpartie.

Fig. 21. Teil einer Epidermiszelle einer 18 mm langen Larve. Sublimat-Eisenhämatoxylin.

Fig. 21 b. Die Deckplatte desselben Objektes von der Fläche.

Fig. 22. Ein Teil der Epidermis von demselben Objekte.

Tafel 3/4.

(Vergrösserung meistens: Zeiss, Apochr. homog. Immersion 1,5 Kompens. Oc. 12, bei Fig. 24, 29, 30 und 33. Kompens. Oc. 8. Fig. 23 gezeichnet bei Zeiss, homog Immers. 1/12, Kompens. Oc. 12.)

Fig. 23. Petromyzon fluviatilis. Verschleimte Deckzellen nach einem Delafield-Hämatoxylinpräparate. Die nicht verschleimte Partie der Zelle ist hell.

Fig. 24. Petromyzon fluviatilis. Eine nur im oberen Teile verschleimte Deckzelle. Sublimat-Formol — Eisenhämatoxylin.

Fig. 25. Petromyzon fluviatilis. Eine stark verschleimte Deckzelle mit einer Zwischenschichte. Fixierung und Färbung wie oben.

Fig. 26. Ammocötes (von Petr. Planeri?). Eine Deckzelle. Formol-Eisenhämatoxylin.

Fig. 27. Ammocötes. Deckzellen mit auffallend hoher Deckplatte und einer Zwischenschichte. Sublimat-Eisessig — Hämatoxylin.

Fig. 28. Petromyzon marinus. Deckzellen, in deren Inneren das Endoplasma von einer zweiten Hülle umgeben ist. Liq. Zenkeri — Eisenhämatoxylin.

Fig. 29. Petromyzon fluviatilis. Deckzelle mit unvollständiger Teilung des Zellkörpers. Sublimat — Eisenhämatoxylin.

Fig. 30. Petromyzon fluviatilis. Epidermisoberfläche mit sich abschuppenden Deckzellen. Sublimat(?) — Eisenhämatoxylin.

Fig: 31. Petromyzon fluviatialis. Eine Ersatzzelle mit unregelmässig ausgebildeter Deckplatte. Sublimat-Formol — Eisenhämatoxylin.

Fig. 32. Petromycon fluviatilis. Deckzellen und Ersatzzellen. Fixierung und Färbung wie oben.

Fig. 33, 34. Petromyzon fluviatilis. Abgeworfene, eigentümlich metamorphosierte Deckzellen. Epidermis (oberhalb des Geruchsorganes).

Tafel 5/6.

(Vergrösserung: Zeiss, Apochr. homog. Immersion 1,5 Kompens. Oc. 12. Bei Fig. 38, 39, 44. Kompens. Oc. 8.)

Fig. 35. Petromyzon fluviatilis. Epidermiszellen mit dickem Exoplasma. Aus einem grossen Hornzahne. Fixierung Sublimat-Eisessig. Färbung mit Eisenhämatoxylin.

Fig. 36. Petromyzon Planeri. Vollkommen verhärtete Epidermiszellen aus der unteren Schichte eines Hornzahnes. Sublimat-Eisessig — Hämatoxylin nach Delafield.

Fig. 37. Petromyzon Planeri. Aus der metamorphosierten Epidermispartie oberhalb eines Ersatzzahnes. Acid. picrin. nitric. — Eisenhämatoxylin.

Fig. 38, 39. Spinax niger, junger Embryo von der Länge etwa 5 cm Epidermis des der oberen Seite des Kopfes. Färbung und Fixierung wie oben.

Fig. 40. Dasselbe Objekt. Eine Deckzelle mit deutlich differenzierten Protoplasmafasern. Dieselbe Fixierung und Färbung.

Fig. 41. Chimaera monstrosa. Aus dem dicken Epithel der Lippen. Fixierung: Sublimat-Eisessig (?). Färbung mit Eisenhämatoxylin.

Fig. 42. Chimaera monstrosa. Aus derselben Stelle wie Fig. 41. Zelle mit dünner Zellmembran, deren Endoplasma geschrumpft und von der Membran abgezogen ist. Fixierung usw. wie oben.

Fig. 43. Spinax niger. Aus der oberflächlichen Schichte des die sich entwickelnden Dorsalstachel bedeckenden Epithels. Acid. nitric.-Eisenhämatoxylin.-Bordeaux R.

Fig. 44. Spinax niger. Alterer Embryo von der Länge etwa 10 cm. Das Epithel der Hornhaut des Auges. Liq. Flemmingi — Eisenhämatoxylin.

Fig. 45, 46. Squatina angelus. Zwei abgeworfene und eigentümlich modifizierte Epidermiszellen.

Tafel 7/8.

(Vergrösserung: Zeiss, Apochr. homog. Immersion 1,5 Kompens. Oc. 12. Bei Fig. 57 und 59 Kompens. Oc. 8.)

Fig. 47. Petromyzon Planeri. Basalzellen und mit ihnen zusammenhängende Bindegewebszellen aus der Epidermis des Saugnapfes. (Aus der Nähe eines Zahnes.) Acid. picrin. nitric. — Eisenhämatoxylin.

Fig. 48. Myxine glutinosa. Zwei Basalzellen mit Kapselbildungen. Sublimat-Eisenhämatoxylin.

Fig. 49. Dasselbe Objekt. Basalzelle mit einem Stiele und mit unregelmässig ausgebildeter Kapsel.

Fig. 50. Petromyzon fluviatilis. Basalzellen, die sich von der Basalmembran abgerissen haben. Sublimat-Formol — Eisenhämatoxylin.

Fig. 51. Petromyzon fluviatilis. Basalzellen normalen Typus. Dieselbe Fixierung und Vergrösserung.

Fig. 52, 53. Raja sp. Basalzellen. Aus der Mundhöhle; in der Nähe der Zahnleiste. Acid. Picrin-Sublimat-Formol — Eisenhämatoxylin.

Fig. 54. Torpedo marmorata. Basalzelle aus der Mundöffnung. Alkohol. — Eisenhämatoxylin.

Fig. 55. Torpedo. Unterkiefer, Epithel der Mundhöhle. Acid. chromic. — Eisenhämatoxylin.

Fig. 56. Scyllium canicula. Basalzellen. Fixierung und Färbung wie oben.

Fig. 57. Squatina angelus. Basalzellen. Epidermis der Schwanzflosse. Liq. Mülleri — Eisenhämatoxylin.

Fig. 58. Acipenser sturio. Basalzellen der Epidermis der Rückenplatten mit gefalteter Basalmembran. Acid. nitric. — Hämatoxylin nach Delafield.

Fig. 59. Spinax niger. Ameloblasten des Stachels der Dorsalflosse. Acid. picrin.-nitric. — Eisenhämatoxylin — Bordeaux R.

Tafel 9/10.

(Vergrösserung: Zeiss Apochr. homog. Immersion 1,5 Kompens. Oc. 12. Bei Fig. 65, 66. Kompens. Oc. 8.)

Fig. 60. Torpedo marmorata. Epidermis der Schwanzflosse. Deckzelle, Acid. picrin.-Sublimat — Eisenhämatoxylin-Bordeaux R.

Fig. 61. Dasselbe Präparat. Oberer Teil einer Stachelzelle mit deutlichem Geflechte der Protoplasmafasern.

Fig. 62. Dasselbe Präparat. Eine Basalzelle.

Fig. 63. Dasselbe Präparat. Eine Gruppe von Stachelzellen. Zwei davon unlängst voneinander abgetrennt.

Fig. 64. Scyllium. Sublimat-Eisessig — Eisenhämatoxylin.

Fig. 65. Spinax niger. Älterer Embryo. Epidermis der Dorsalflosse Acid. picrin.-nitric. — Eisenhämatoxylin.

Fig. 66. Spinax niger. Älterer Embryo. Flossenstachel-Schmelzpulpa. Fixierung Sublimat (?) — Hämatoxylin nach Delafield-Eosin.

Fig. 67. Spinax niger. Dasselbe Gewebe. Acid. picrin.-nitric. — Eisenhämatoxylin.

Fig. 68. Petromyzon fluviatilis. Abgestorbene Zelle oberhalb eines Ersatzzahnes.

Fig. 69. Pelobates fuscus. Eine Basalzelle mit Protoplasmafaserungen. Sublimat (?) — Eisenhämatoxylin.

Fig. 70. Triton. Teile des Langerhansschen Netzes zweier Zellen, quer geschnitten. Fixierung mit Flemming. Flüss. Färbung: Eisenhämatoxylin.

Fig. 70, b. Dasselbe Objekt. Teil des Netzes von der Fläche gesehen.

Tafel 11/12.

(Vergrösserung: Zeiss, Apochr. 1,5 Kompens. Oc.: Bei Fig. 71, 72, 79, 80. Oc. 8, bei Fig. 73—77, 78, 81, Oc. 12.)

Fig. 71—73. Pelobates fuscus. Querschnitte der Epidermis einer erwachsenen Larve. Mit Sublimat(?) fixiert. Mit Eisenhämatoxylin gefärbt.

Fig. 74. Bos taurus. Älterer Fetus. Basalzellen und eine darüber liegende Zelle aus dem Epithel des Palatum durum. Fixierung mit Sublimat-Eisessig.

Fig. 75. Von demselben Fetus. Epidermiszellen von den Endphalangen der Extremität. Das Protoplasma mit einer reticulären Struktur. Fixierung und Färbung wie oben. Dieselben Struktnr sieht man auch nach anderen Fixierungsarten!

Fig. 76. Eine Zelle aus demselben Präparate, in der sich die Struktur in bestimmter Richtung, senkrecht zu der Oberfläche der Epidermis orientiert hat.

Fig. 77. Von demselben Fetus. Die Basalzellen und die untersten Zellen der Malpighischen Schichte aus der Hufanlage. Fixierung und Färbung wie oben.

Fig. 78. Zwei etwas abnorme Zellen aus der obersten Partie der Malpighischen Schichte. Keine scharfe Grenze zwischen Exoplasma und Endoplasma.

Fig. 79 und 80. Zwei Zellen aus der oberen Schichte der Hufanlage von Bos mit zahlreichen Keratohyalintropfen. Gehören zu einer anderen Generation als die darunter liegenden Zellen und sind mit den in der Fig. 75 und 76 abgebildeten zu vergleichen. Das Exoplasma ist vom Endoplasma scharf abgegrenzt, das letztere besitzt eine feine Struktur. Die Fig. 80 stellt ein ausgegesuchtes Exemplar vor, die meisten Zellen zeigen das Endoplasma so, wie es die Fig. 79 darstellt.

Fig. 81. Einige Zellen des Stratum Malpighii vom Menschen. Frisch mit Sublimat fixiert, mit Eisenhämatoxylin gefärbt, mit Orange G. nachgefärbt.

Fig. 82. Myxine glutinosa. Eine Pokalzelle aus einem Hornzahne der Zunge. Alkoholfixierung, Färbung mit Delafieldschem Hämatoxylin. Zeiss, Homog. Immersion 1/12, Oc. 4.

Tafel 13/14.

(Vergrösserung: Zeiss, Apochr. 1,5 Kompens. Oc. 12. Bei Fig. 92, Oc. 8. Fig. 85, 90 Zeiss, Immersion 1/12, Oc. 3. Fig. 88, 89, 99, Immersion 1/12, Oc. 12. Fig. 91, Immersion 1/12, Oc. 2.)

(Fig. 83, 84 Cuticulargebilde von Lepadogaster Gouani, Fig. 85 – 89 Kolbenzelle.)

Fig. 83. Querschnitt durch eine zweischichtige Cuticularplatte von Lepadogaster Gouani und die darunterliegende Epidermis. Fixierung: Sublimat-Eisessig. Färbung: Eisenhämatoxylin-Bordeau R.

Fig. 84. Aus einem ähnlichen Präparate. Vom Rande des Saugnapfes. Die Cuticularschichte minimal dick.

Fig. 85. Eine junge Fadenkörperzelle von Myxine glutinosa. Alkoholfixierung.

Fig. 86. Teil einer jungen Zelle derselben Art.

Fig. 87. Teil der Fadenmasse aus einer grossen Fadenkörperzelle von Myxine glutinosa.

Fig. 88. Eine junge Kolbenzelle von einem Ammocötes (Petr. Planeri?).

Fig. 89. Eine ähnliche Zelle mit dickem allseitig gleich breitem Exoplasmasaum.

Fig. 90. Petromyzon marinus. Die Fibrillenmasse einer Kolbenzelle durch den Schnitt seitlich getroffen. Fixierung: Liq. Zenker — Eisenhämatoxylin.

Fig. 91. Eine ähnliche Kolbenzelle durch den Schnitt central getroffen. Zeiss, Homog. Immersion 1/12, Oc. 2.

Fig. 92. Zwei solche Kolbenzellen aus demselben Präparate. Das Endoplasma stark geschrumpft.

Fig. 93. Ophidium barbatum. Eine Kolbenzelle mit sternförmigem Endoplasma. Fixierung mit Sublimat-Eisessig. Eisenhämatoxylin.

Fig. 94. Dieselbe Art. Eine Kolbenzelle mit grossen Secretmassen; ihr Endoplasma tritt aus der Zelle heraus und bildet eine Mantelschicht in dem pericellularen Raume.

Fig. 95–97. Anguilla fluviatilis. Larve, sog. „Monte". Fixierung mit Sublimat (Fig. 96, 97) und Alkohol (Fig. 95).

Fig. 98, 99. Kolbenzelle von erwachsener Anguilla mit Secretkörnern im Innern. Die in Fig. 99 abgebildete nach einem schlecht fixierten Präparate

Tafel 15.

Fig. 100, 101. Amiurus catus. Kolbenzellen im frischen Zustande. Das Endoplasma nur an den in ihm enthaltenen Granulationen erkennbar. Zeiss Homog. Immersion 1/12, Oc. 4.

Fig. 102. Amiurus catus. Eine Kolbenzelle mit zwei Zellkernen im Endoplasma und einem Leucocyt im Exoplasma. Sublimat, Eisenhämatoxylin Apochr. 1,5, Kompens. Oc. 12.

Fig. 103. Aus einem ähnlichen Präparate, dieselbe Fixierung und Färbung. Kein scharf umgrenztes Endoplasma. Apochr. Kompens. 1,5, Oc. 8.

Fig. 104—106. Kolbenzellen derselben Form, in jeder zwei Zellkerne. Endoplasmazellen in verschiedenen Teilungsstadien. Immersion 1/12, Oc. 4.

Fig. 107, 108. Kolbenzellen von Cobitis fossilis mit verschieden aussehenden Endoplasmen. Fixierung. Sublimat Fig. 107: Apochr. 1,6, Oc. 8. Fig. 108: Immersion 1/12, Oc. 12.

Aus dem biologischen Laboratorium zu Bonn.

Über Epithelfasern in der Oberhaut der Daumenschwiele bei Rana fusca.

von

A. NUSSBAUM
aus Bonn.

Mit 6 Figuren auf Tafel 16.

Die Geschichte der Protoplasmafasern in geschichteten Plattenepithelien hängt mit der Entwickelung der Kenntnis über die Intercellularbrücken, die nichts anderes als den intercellularen Teil der Fasern darstellen, auf das Innigste zusammen.

Zwar beschreibt G o b b é (27), der erste Beobachter, diese Struktur nicht als Brücken, die von einer Zelle zur andern ziehen, sondern als grössere und kleinere Fortsätze oder haarförmige Anhängsel, die den Zellen des von ihm untersuchten Cancroids nach seiner Meinung den Charakter von Flimmerepithel geben.

Auch O. W e b e r (116) sieht in Hautgeschwüren und Epithelkrebsen flimmerzellähnliche Gebilde.

Ganz anders deutet S c h r ö n (87), der normale und pathologische Haut untersucht hat, seine an dünnen Schnitten gewonnenen Bilder. Er glaubt in der feinen radiären Streifung um die Zellen der M a l p i g h i schen Schicht ein System von parallelen Porenkanälen sehen zu müssen, die benachbarte Zellen durch die Membran hindurch in Verbindung setzen und eine besondere Bedeutung für den Stoffwechsel haben sollen. Eine Membran um jede Epithelzelle nimmt S c h r ö n deshalb an, weil er den Raum zwischen je zwei Zellen durch eine feine Linie der Länge nach geteilt sieht. In pathologischen

Geweben glaubt er die Streifung bis zum Kern verfolgen zu können. Die Streifung, die sich also von dem Innern einer Zelle durch den hellen von Schrön als doppelte Membran aufgefassten Raum zum Kern der nächsten Zelle erstreckt, entspricht genau der erst später von Ranvier in ihrer wahren Natur erkannten Protoplasmafaserung der geschichteten Plattenepithelien. Schrön ist somit der erste, der die Epidermisstruktur morphologisch im Wesentlichen richtig beobachtet hat, wenn auch seine Deutung der Streifung bald aufgegeben worden ist.

Max Schultze (96, 97), der Epithelzellen verschiedenster Herkunft in Jodserum isoliert hat (96), findet die ganze Oberfläche der Zellen des Rete Malpighi mit starren Fortsätzen bedeckt, die wie die Borsten zweier zusammengepresster Bürsten ineinandergreifen. Das Ende der Stacheln sieht er abgerundet, spitz oder keulenförmig angeschwollen und beobachtet damit wahrscheinlich die von Bizzozero später beschriebenen Knötchen. Diese charakteristisch gebauten Epidermiszellen nennt Max Schultze Stachel- und Riffzellen.

Unabhängig von Max Schultze beobachtet auch Bizzozero (7) diese Fortsätze an Oberhautzellen, die er frisch zerreisst oder in verdünntem Glycerin isoliert, und äussert sich über die gegenseitige Verbindung ähnlich wie der deutsche Autor. Einige Jahre später jedoch hat Bizzozero (8) die Kenntnis der Zellbrücken um ein Wesentliches gefördert. An gefärbten Schnitten hat er in allen Schichten der Epidermis ein feines Netz von hellen Kanälen, welche die einzelnen Epithelzellen umgeben, gefunden. Quer durch den Kanal werden gegenüberliegende Punkte zweier benachbarter Zellen durch starre Härchen verbunden. Die Mitte der Härchen zeigt sehr häufig eine feine Verdickung, die Bizzozero als Verlötungsstelle von je zwei Zellfortsätzen, welche bei der Isolation zerrissen werde, auffasst.

Die Entwickelung unserer Kenntnis über das Vorkommen, das Wesen der Knötchen an den Intercellularbrücken und ihre Lage im Epithel. Der Befund bei Amphibienlarven.

Diese Knötchen in der Mitte der Intercellularbrücken sind nach Bizzozero in der verschiedensten Weise gedeutet worden. Lott (62) meint, dass in ihnen die Stacheln sich seitlich aneinanderlagern, dabei aber eine Vergrösserung des Intercellularraumes dadurch möglich sei, dass die Stacheln auseinandergezogen würden, ohne ihre seitliche Verbindung aufzugeben.

Da Ranvier (74) nur an kurzen Brücken Knötchen beobachtet hat, deutet er sie als ein elastisches Organ, das eine Verlängerung der Brücken erlaube und daher an langen Brücken verschwunden sei; diese sind zum Teil durch Lageänderung der Zellen, zum Teil durch wandernde Leucocyten über die Ruhelage gedehnt.

Die langen, knötchenlosen Brücken finden sich nur bei Unna (108) und Garten (26) bestätigt, die beide an diesen seltener Knötchen sehen.

Gerade das Gegenteil beschreibt Cajal (14); er glaubt besonders an langen Brücken die Knötchen häufiger zu finden und erklärt ihr Zustandekommen durch Zerreissen der sich auf die Brücken fortsetzenden Membran, die sich dann gegen das Centrum der Brücke umkrempele.

Die Realität der Knötchen leugnet Unna (106, S. 28, Anmerkung und 108) und erklärt sie als eine optische Täuschung, die auf einer Beugungserscheinung beruhe, hervorgebracht durch quer in einem andern optischen Durchschnitt zu den Brücken verlaufende Nervenfasern; die langen Brücken seien deshalb meist ohne Knötchen, da sie seltener von Nerven gekreuzt würden. Auch A. Henle (29) hält die Knötchen für

eine optische Täuschung; diese wird durch schräg zur eingestellten Stachelreihe verlaufende Brücken, die aber höher oder tiefer als diese im Präparat liegen, hervorgerufen.

Neuerdings hat Unna (112) seine Auffassung der Knötchen geändert; er findet wie Schrön den Intercellularraum der Länge nach geteilt und deutet ihn als doppelte Membran, die von den Brücken durchsetzt werde. In der Mitte seien die Brücken nicht von der Membran umgeben und könnten sich daher intensiver färben und als Knötchen imponieren.

Reinke (80) hält die Verdickungen der Brücken für ein Homologon der pflanzlichen Zellplatte. Rabl (72) modifiziert die Auffassung dieses Autors etwas, schliesst sich ihm aber im Wesentlichen an. Auch Weidenreich (117) teilt diese Ansicht; denn er findet an langen und kurzen Brücken Knötchen.

Kromayer (50) sieht die Knötchen ebenfalls an langen und kurzen Brücken, bald in ihrer Mitte, bald näher der Zelloberfläche, bald überall deutlich, bald nur hier und dort; nach Alkoholhärtung findet er mehr Knötchen als an Formolpräparaten und hält sie daher für ein Kunstprodukt.

Kolossow (41) glaubt, die Mitte der Brücke sei weniger ausdehnungsfähig als die übrigen Teile derselben; denn er beschreibt die Knötchen besonders an langen, gedehnten Brücken. Den Intercellularbrücken des Rachenepithels spricht er diese Eigenschaft ab, da er dort auch an langen Brücken keine Anschwellung findet.

Zimmermann nennt die Knötchen Kittklümpchen und teilt somit Bizzozeros Ansicht (120).

Zwischen den Basalzellen sind nach Kolossow (41) keine Knötchen vorhanden. Schridde (86) findet sie nur in den höheren Lagen der Epidermis, während Weidenreich (117) und Garten (26, beim Stimmbandepithel) auch zwischen den basalen Cylinderzellen Knötchen beschreiben.

Über ihr Vorkommen im Stratum spinosum herrscht Einigkeit; nur Herxheimer mit H. Müller (33) findet sie überhaupt nicht. Nach Zander (118, in Epidermis mit dicker Hornschicht) und Unna (112) bestehen die Knötchen im Stratum corneum fort.

Bei jungen Amphibien fehlen die Knötchen nach Pfitzner (69), Flemming (22) und Rabl (72).

Somit beschreiben fast alle Autoren bei erwachsenen Tieren das Vorkommen von Knötchen in der Mitte der Brücken, wenn auch über ihre Deutung, die Brücken, welche sie zeigen, und die Zellagen, in denen sie vorkommen, die verschiedensten Ansichten herrschen.

Die Literatur über Zustandekommen, Verlauf, Gestalt, Aufbau und Lage der Intercellularbrücken im Epithel.

Die Brücken selbst bilden sich nach Mitrophanow (66) dadurch, dass in breiten protoplasmatischen Verbindungen zwischen den Zellen feine Lücken auftreten, die sich vereinigen und so die Intercellularräume bilden, während verbindende Protoplasmabrücken erhalten bleiben. Dieselbe Art des Zustandekommens der Brücken hat F. E. Schulze (99) an lebenden Amphibienlarven beobachtet.

Der Verlauf und die Gestalt der Brücken ist sehr verschieden beurteilt worden. Die meisten Autoren beschreiben sie als gerade strangförmige Verbindungen, die quer durch die Intercellularräume zwei benachbarte Zellen verbinden. Ranvier (74) und Unna (106) sprechen von langen Brücken, die von einer ersten Zelle an einer zweiten vorbei zu einer dritten ziehen. Herxheimer mit H. Müller (33) findet die Brücken zum Teil, Bencke (3) meist spiralig gewunden. Bei Amphibien werden auch lamellenförmige Brücken von Flemming (21, 22), Pfitzner (69), Mitrophanow (66)

und Reinke (81) beschrieben; doch scheinen sich ihre Angaben nur auf Larven zu beziehen. Max Schultzes Riffe, von denen F. E. Schulze (98), Langerhans (54, 55), Leydig (58), Unna (105) u. a. sprechen, deuten ebenfalls auf die Lamellenform hin. F. E. Schulze (99) glaubt, dass bei jungen Amphibien anstatt der Brücken nur netzförmige Protoplasmastrukturen vorkommen und dass strangähnliche Verbindungen bei ihnen ein Kunstprodukt darstellen; Kollossow (41) berichtet über dieselbe Brückenform zwischen den tiefen Zellen der Epidermis des Kätzchenfusses.

.Finden sich schon über Entstehung, Verlauf und Gestalt der Brücken zum Teil widersprechende Anschauungen, so herrscht noch weniger Einigkeit über ihren Aufbau. Die ersten Beobachter äussern sich nicht direkt darüber; doch sprechen Gobbé (27), Max Schultze (97) und Bizzozero (8) von Fortsätzen der Zelle und halten sie somit für protoplasmatisch. Diese Ansicht teilen Heitzmann (30), Leydig (59), Pfitzner (69), Unna (106), Sticker (100, Hyaloplasma), Koelliker (40, für die tiefen Zellen) und van der Stricht (101).

Nur wenig verschieden ist Ranviers (75) Beschreibung; nach ihm werden die Brücken von den eigentlichen Epithelfasern und einer umhüllenden Protoplasmaschicht gebildet. Ihm schliessen sich Beneke (3) im Anfang und Rabl (72) an. Unna (109) findet in einer späteren Arbeit nur an der Basis der Brücke eine Protoplasmahülle, während der grösste Teil derselben aus der nackten Epithelfaser gebildet wird. Nach Hodara (36) und Garten (26) sind die Brücken im Intercellularraum breiter als die intracellularen Fasern; doch gehen sie nicht auf den Grund dieser Erscheinung näher ein. Blaschko (12) beschreibt die Stacheln als von den Protoplasmafäden gebildet; Weidenreich (117) sieht in der Brücke nur die Epithelfaser.

Cajal (14) und Kromayer (46, 47) finden die Brücke von der centralen Faser und der sich im Intercellularraum auf sie fortsetzenden Zellmembran gebildet.

Ide (37) und Beneke in einer weiteren Mitteilung (5) halten die Epithelfasern und somit auch die Brücken für Derivate der Zellmembran, wenn auch Beneke offen lässt, ob die Fasern von minimalen flüssigen Protoplasmafäden durchzogen seien.

Virchow (114) hält die Brücken für Hornsubstanz.

Andere Forscher, Reinke (79), Zander (118, Brücken bei dickem Stratum corneum), Koelliker (40), Kromayer (45, 46), Rabl (72) und Unna (112), lassen sie erst in den höheren Epidermislagen verhornen. Bizzozero (10) sieht die Brücken in der Hornschicht zu einer feinen Streifung zusammentreten; auch Rabl (72) und Weidenreich (117) erwähnen diese Bildung auf der Oberfläche der Hornzellen. Nach Cajal (14) bestehen die Intercellularbrücken in der Hornschicht fort; aber sie sind unsichtbar geworden, da sie und die Intercellularsubstanz dort gleiche Lichtbrechung zeigen.

Max Schultze (97), F. E. Schulze (98), Leydig (58), Unna (105), Langerhans (54, 55), Zander (118, Brücken bei dünnem Stratum corneum) und Schuberg (90) lassen sie in den verhornten Schichten verschwinden.

Weidenreich (117) findet bei dickem Stratum corneum die Brücken zerrissen und zu Zähnchen auf der Oberfläche der Zellen zusammengeschrumpft; an anderen Hautstellen fehlen auch diese Überreste.

Alle Autoren sehen sie in den mittleren Zelllagen.

Zwischen den basalen Cylinderzellen beschreiben Ranvier (74), Kromayer (45, 47), Garten (26), Kolossow (41), Weidenreich (117) und Branca (13) querverlaufende Brücken, während Herxheimer mit H. Müller (33) dort nur kurz abgeschnittene Stacheln findet.

Brückenförmige Verbindungen werden auch zwischen Drüsenzellen, glatten Muskeln und anderen Gewebeeinheiten beschrieben. Die Verzahnung der Linsenfasern, die an Max Schultzes Auffassung der Epithelzellverbindung erinnert, ist allgemein bekannt; doch muss ich es mir versagen, näher auf diese interessanten Bildungen einzugehen.

Die Angaben über den Inhalt der Intercellularräume und dadurch entstehende Veränderungen der Brücken; die Bildung der Zwischenräume.

Treten Leucocyten, die Bizzozero (8) zuerst im Epithel gesehen und die Peremeschko (68) dort wandernd beobachtet hat, in die Intercellularräume, so zerreissen die Brücken und bilden sich nachher wieder: Flemming (22, 24), Unna (106, 108 bei Ödem) und Reinke (81); letzterer findet Fortsätze von Wanderzellen, die sich in das Protoplasma der Epithelzellen einbohren.

Kromayer (47) meint, die Brücken seien so elastisch, dass sie der Wanderung weisser Blutkörperchen in den Intercellularlücken kein Hindernis bereiten könnten.

Bei Entzündung vermehren sich die Leucocyten: Unna (108) und Eddowes (15). Unter andern wurden von Lott (62) und Ranvier (74) Wanderzellen in den Zwischenräumen beobachtet. Rabl (72) sieht bei Carcinomen Erythrocyten zwischen den Epithelzellen. Branca (13) vermisst dagegen geformte Blutbestandteile in der Epidermis.

Über den sonstigen Inhalt der Intercellularräume hat Bizzozero (8) zuerst keine bestimmte Angabe gemacht; er lässt offen, ob derselbe fest oder flüssig sei. Später erklärt er (9) ihn für ernährende Flüssigkeit. Während Leydig (61) einen flüssigen, aus den Lymphbahnen des Coriums stammenden Inhalt zugibt, hat Flemming (21) zuerst gezweifelt, ob

der Inhalt fest oder flüssig sei. Später schwankt er (22), ob der Inhalt flüssig oder weich sei, bis er (24) schliesslich sich für eine nicht feste Masse entscheidet; doch glaubt er, dass die Lymphe im Epithel anders beschaffen sei, da sie dort durch Silber geschwärzt werde, während sie im Bindegewebe hell bleibe.

Doch erst durch Injektionsversuche ist der flüssige Zustand des Inhaltes sicher gestellt worden. Rählmann (73) injiziert Tinte in die Intercellularräume des Corneaepithels; ähnliche Versuche haben Thoma (103), Arnold (1), Küttner (53) und Leber (57) angestellt. Bei diesen Methoden braucht der Inhalt von der Injektionsmasse durch Imbibition nur gefärbt und nicht verdrängt zu sein (Leber [57]). Die Entscheidung haben die Injektionen einer mit Lymphe nicht mischbaren Flüssigkeit gebracht. Dies ist zuerst Key und Retzius (39) gelungen; sie injizieren Asphaltchloroform in die Intercellularräume. Unabhängig von ihnen erreicht Leber (57) dasselbe mit Terpentinöl. A. Henle (29) durchtränkt Säugetierhaut mit einer Lösung von Olivenöl in Alkohol und Äther und erhält mit Osmiumsäure die Intercellularräume als schwarze Netze. Die Versuche von Key und Retzius sind später von Herxheimer mit H. Müller (33) wiederholt worden.

Retterer (83) findet die Intercellularräume der Epidermis an dem Huf des Pferdeembryo von Hyaloplasma und einem dichten Netz erfüllt, das sich in das Zellnetz fortsetzt.

Die Bildung der Zwischenräume erklärt Merkel (65) durch den eindringenden Saftstrom und die Kontraktion des Protoplasmas, während Reinke (81) auch den einwandernden Leucocyten eine gewisse Bedeutung beimisst.

Die Membran der Epithelzelle.

Die Begrenzung der Intercellularräume gegen die Zellen beschreiben die einen als Zellmembran, während die anderen

deren Bestehen abstreiten. Nach Frey (25), Koelliker (40), Weidenreich (117), Unna (112) und Schridde (86) fehlt eine Membran wenigstens in den jüngeren Schichten der Epidermis. Koelliker (40) beschreibt indes eine deutlich gezeichnete Begrenzungsschicht und nähert sich damit Cajal (14), Ide (37), Kromayer (45, 46, 52), Schütz (93), Herxheimer mit H. Müller (33) und Branca (13), die eine Membran auch in diesen Lagen annehmen. In der Hornschicht sehen Membranen Reinke (79), Koelliker (40), Kromayer (44, 45), Weidenreich (117) und Unna (112).

Schrön (87) und Unna (112) halten den Intercellularraum selbst für eine doppelte Membran, während Rabl (72) eine beiden Zellen gemeinsame Membran annimmt, die durch die Knötchen ziehend in der Mitte des Intercellularraumes liegt und besonders bei Carcinomen deutlich ist; auch Branca (13) sieht ähnliche Bilder, die er jedoch auf die nahe zusammenliegenden Knötchen zurückführt, während Weidenreich (117) Rabls Membran nicht findet. Beneke (5) nimmt eine dicke Membran an, die fast bis an den Kern reicht.

Die Literatur über Epithelfasern.

I. Ranviers Epithelfasern.

Die Bildung, Gestalt und Zusammensetzung der Fasern. Die Zwischensubstanz. Verlauf, Lage und Vorkommen in den einzelnen Epithellagen.

Als Bestandteile des Zelleibes oder der Zellmembran werden die Epithelfasern beschrieben. Ranvier (75, 76) hat sie zuerst an Präparaten, die er aus hypertrophischer Haut nach Fixierung in Ammoniumbichromat gewinnt, als Fasern beschrieben, wenn sie auch schon vorher von Schrön gesehen worden sind. Auch Flemming (22) bespricht zur selben Zeit wie Ranvier eine halb körnige, halb fädige Zeichnung der Epithelzellen, ohne jedoch einzelne Fäden darin verfolgen













Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.

H. Stürtz A. G. Würzburg.

zu können, während Ranvier (75) sie zum Teil durch eine ganze Zelle ziehen sieht.

Beim Embryo scheinen nach Unna (110) und Branca (13) keine Fasern zu existieren; letzterer lässt sie in der Eischwiele am Schnabel des Hühnchens zuerst in der Nähe des Kerns auftreten und schliesslich die ganze Zelle ausfüllen.

Kromayer (50) schildert in der Froschhaut faserhaltige Netzzellen und Hauptzellen; letztere haben in den tieferen Schichten nur in der Peripherie Fasern, die jedoch in den höheren Schichten sich auch im Centrum immer mehr ausbilden. An Epithelzellen, die sich über Wunden schieben, sieht Kromayer (51) das centrale Protoplasma faserfrei; doch treten darin später Fasern auf. Dasselbe findet Retterer (83) an hypertrophierendem Epithel.

Fast alle Autoren beschreiben die Fasern als glatte Fäden; nur bei Leydig (60) finde ich angegeben, dass die Epithelzellen von rauhrandigen, körnigen Fäden durchzogen seien; auch Blaschko (12) berichtet über Fasern, die wie Körnchenreihen aussehen.

Die Fasern sind überall von annähernd gleicher Dicke: Ranvier (75), Cajal (14) und Branca (13); Rabl (72) und Weidenreich (117) finden Übergänge von den feinsten zu den dicksten Fasern. Tischutkin (104) unterscheidet dünne centrale und dicke periphere Fasern.

Nach Renaut (82), Cajal (14) und Branca (13) haben die Fasern keine Anastomosen, während sie bei Ide (37), Schuberg (90), Hodara (36), Weidenreich (117) und Retterer (83) Netze bilden. Auch Garten (26) spricht von einem netzartigen Bau der Fasern in den Cylinderzellen des Stimmbandepithels. Herxheimer (34) hält die Konservierungsmethode für den Grund, dass einmal Netze, einmal isolierte Fasern auftreten. Ein Netzwerk in den Hornzellen

beschreiben Krause (43), Zander (118), Zander und Grosse (119) und Tischutkin (104).

Flemming (23), Kromayer (47, 48), Waldeyer (115), Unna (111), Rabl (72), Herxheimer (34) und Weidenreich (117) halten die Fasern für echtes Protoplasma. Ranvier (78) lässt sie durch das Protoplasma gebildet werden und vergleicht diesen Vorgang mit der Ausscheidung eines Stärkekorns im Protoplasma. Bei Nekrose verhalten sie sich nach Beneke (5) nicht wie Protoplasma; er und Ide (37) sehen in ihnen Membranbestandteile.

Zwischen den Fasern befindet sich Protoplasma, das die Autoren mit verschiedenen Namen belegt haben. Ranvier (75) nennt es homogene Substanz, Blaschko (12): Hyaloplasma, Unna (109): Spongio- und Granoplasma, Kromayer (51): mit Safranin färbbares Protoplasma, Rabl (72): undeutlich streifige Grundsubstanz, Herxheimer (35): wabiges Protoplasma, Weidenreich (117): Interfibrillarstruktur, Retterer (83): Cytoplasma.

Die Fasern verbinden die einzelnen Epithelzellen durch die Brücken hindurch in der oben angegebenen Weise. Nach Kromayer (44) und Reinke (80) bleiben einige Fasern auf einen intracellularen Verlauf beschränkt; auch Cajal (14) beschreibt concentrisch um den Kern verlaufende, ihm aber nicht direkt anliegende Fasern. Blaschko (12) lässt unentschieden, ob die Fasern benachbarter Zellen ineinander übergehen, während Branca (13) sie nie in andere Zellen sich fortsetzen sieht. Renaut (82), Kromayer (47), van der Stricht (101), Tischutkin (104), Studnicka (102) und Schridde (86) lassen sie ununterbrochen durch mehrere Zellen verlaufen. Dagegen äussert sich nur Weidenreich (117).

Renaut (82), Schütz (95) und Studnicka (102) lassen die Fasern nur im Exoplasma liegen. Cajal (14) findet eine

faserfreie Zone um den Kern, die wohl mit einer Kernhöhle identisch ist. Herxheimer (34) beschreibt eine faserfreie Protoplasmalage um den Kern, die nicht einer Kernhöhle gleich komme; die Fasern verlaufen in den Wabenwänden des Protoplasma (35). Auch Unna (107) liess zuerst die Fasern in der Kernnähe verschwinden. Kromayer (51) sieht dieses Verhalten der Fasern nur an dicken, zu stark entfärbten Schnitten; nach ihm (45, 50, 51, 52), Ranvier (75), Blaschko (12), Hodara (36), scheinbar zuerst auch Beneke (3), Reinke (80), neuerdings Herxheimer (35), Weidenreich (117), später auch Unna (112) und Branca (13) ist das ganze Protoplasma von Fasern durchzogen.

Kromayer (47, 52) beschreibt verschiedene Systeme, in denen die Fasern eine ganz bestimmte Verlaufsrichtung haben. Nach Ranvier (77) bilden die Fasern in der Haut der Vogelklaue Kreisbogen wie die Ringe eines Panzerhemdes. Schridde (86) sieht die Fasern in Ovalen angeordnet; diese sind in den tieferen Lagen der Epidermis langgezogen und mit der grösseren Achse senkrecht zur Oberfläche gestellt; nach oben zu werden sie allmählich flacher.

In den Cylinderzellen werden diese Fasern von Herxheimer mit H. Müller (33) und Weidenreich (117) beschrieben. In der Stachelschicht sehen sie alle Autoren. Nach Hodara (36) kann man die Fasern bis zum Stratum granulosum verfolgen. Kromayer (45, 46, 47, 51, 52) sieht sie im Stratum granulosum verschwinden und sagt, dass sie dort zerfallen und das Ceratohyalin allein (45, 46, 47) oder mit Hilfe von anderen Zellbestandteilen (51, 52) bilden. Die in der Hornschicht auftretenden Fasern sind nach Koelliker (40) und Kromayer (45) ein Kunstprodukt. Cajal (14), Herxheimer mit H. Müller (33) und Weidenreich (117, Haut ausser der in der Vola manus und Planta pedis) lassen

die Fasern in höheren Lagen verschwinden. Andererseits sind in allen Stadien der Verhornung Fasern zu finden nach Blaschko (12) und Tischutkin (104); letzterer glaubt, dass in den Fasern das Ceratohyalin auftritt. Branca (13) gibt an, dass sie in den Hornzellen fortbestehen, doch sind sie unsichtbar, da das Protoplasma ebenso dicht als die Fasern wird. Auch Unna (111), Rabl (70, 71, 72) und Weidenreich (117, Haut der Vola manus und Planta pedis) beschreiben ein Fortbestehen der Fasern und halten es daher für unmöglich, dass sie das Ceratohyalin bilden; nach Rabl (71) tritt in der Hornschicht eine mit Methylviolett ebenso färbbare Interfilarmasse auf und macht die Darstellung der Fasern unmöglich.

II. Herxheimers Fasern.

Gestalt, Lage und Deutung derselben.

Geschlängelte, dicke Fasern hat Herxheimer (31) in spitzen Condylomen entdeckt; er färbt nach Gram oder Weigert und findet sie in den beiden untersten Lagen normaler menschlicher Epidermis. Sie sind in ihrem untersten Abschnitt am dicksten und nicht länger als drei Zellen.

Eddowes (15) beobachtet besonders dicke und an etwa zwölf Zellen entlang laufende Spiralen. Auch Ehrmann (17) sieht sehr dicke Fasern. Beneke (3) beschreibt lange Spiralfasern, während Kromayer (45) und später auch Herxheimer mit H. Müller (33) die langen Fasern für eine optische Täuschung halten. Eddowes (15) spricht über eine Art von Lumen, das nach Herxheimer mit H. Müller (33) durch zwei nahe nebeneinander verlaufende Fasern vorgetäuscht wird. Nach Herxheimer (31), Kromayer (45), Eddowes (15) und Ehrmann (18) können die Spiralen sich teilen. Herxheimer im Anfang (31) und Eddowes (15)

lassen die Fasern zwischen den Zellen verlaufen. Ehrmann (17) bleibt unentschieden, ob sie auf den Zellen oder in der äussersten Protoplasmarinde liegen. van der Stricht (101) sieht einen Teil der Fasern zwischen den Zellen. Nach Kromayer (44, 47), Rabl (71) und Weidenreich (117) sind sie im Protoplasma eingebettet.

Die Deutung der Herxheimerschen Spiralen ist sehr verschieden. Die Spiralform halten Eddowes (15), Herxheimer mit H. Müller (33) und Unna (112) für ein Produkt der Schrumpfung, während Weidenreich (117) die Spiralwindung für die natürliche Gestalt erklärt. Der Entdecker (31) hielt die Fasern zuerst für die Ausgüsse eines Kanalsystems von Saftbahnen. Eddowes (15) erklärt sich für Lymphspalten, die mit Fibrin gefüllt sind; dies lässt auch Ehrmann (17) für die dicken Fasern gelten. Herxheimer (33, mit H. Müller 34) bezeichnet sie später als einen Teil der Zellmembran. Schütz (94) spricht sie als elastische Fasern an, die aus der Cutis stammen; später erklärt er (95) die Herxheimerschen Fasern für ein Kunstprodukt. H. Meissner (64) macht sie zu Fortsätzen der Retezellen. Die meisten Autoren halten sie für Protoplasmafasern. Nach Kromayer (46) sind sie die Haftnägel der Cylinderzellen. Beneke (3) erklärt sie für eine hypertrophische Abart der Ranvierschen Fasern; später lässt er (5) sie durch langes Ausziehen derselben entstehen. Nach Weidenreich (117) entsprechen sie den dicken exoplasmatischen Fasern der höheren Schichten.

Die Epithelfasern in ihrer Gesamtheit dienen zur Festigung des Epithels: Ranvier (75, 77), Kromayer (47, 52), Unna (109), Rabl (70, 72), Schridde (86) und Kopsch (42). Nach Garten (26) sind die Fasern imstande, geringe, runde Epitheldefekte durch ihre Kontraktion zu verkleinern. Ehrmann (16, 17, 18, 19, 20) findet pigmenthaltige Fasern und

behauptet, dass sie aus diesem Grunde nicht schrumpfen können und deshalb unfärbbar werden; die Fasern sind die Wege, auf denen das Pigment wandert (19). Kromayer (49) lässt zuerst die Fasern zu Pigment zerfallen und glaubt, dass die Pigmentkörner auch die Fasern wieder aufbauen können; später ist er (50) ähnlicher Ansicht wie Ehrmann; das Pigment wird im Protoplasma gebildet und wandert in den Fasern.

Die Literaturübersicht, die in einigen Punkten weiterhin noch ergänzt werden soll, hat zur Genüge gezeigt, wie wenig Einigkeit über die einzelnen Punkte der Epithelstruktur zurzeit gewonnen ist. Es scheint mir daher wünschenswert, an einem normalen Objekt die einzelnen Verhältnisse nachzuprüfen.

Um möglichst grosse Zellen untersuchen zu können, ist es naheliegend, bei einheimischen Amphibien, die bekanntlich besonders grosse Epidermiselemente besitzen, eine Hautstelle ausfindig zu machen, die weitgehenden Ansprüchen genügen würde. Ich glaube eine solche in der Daumenschwiele des braunen Landfrosches gefunden zu haben. Schon Leydig (58) hat an der Daumenwarze besonders grosse Stacheln und Riffe beschrieben.

Im folgenden gebe ich die Resultate meiner Untersuchungen.

Eigene Beobachtungen.

Das Epithel der Daumenschwiele von Rana fusca lässt in den höheren Lagen unter der Hornschicht an Präparaten, die in Flemmingscher Flüssigkeit fixiert sind, deutlich zwei Zellarten unterscheiden[1]).

[1]) Fig. 1.

Die eine zeigt grosse, zum Teil ziemlich flache, dunkler gefärbte Zellen, die unter der Oberfläche in Kreisen um die Epidermiswarzen angeordnet sind und nach der Tiefe in allmählich sich verjüngende Septa von der Form eines Hohlcylinders übergehen. Diese senken sich in die gegen das Corium vorspringenden Epithelzapfen ein. In den Septen werden die Zellen nach dem Bindegewebe zu allmählich cylindrisch und sind durch ihre dunkle Färbung noch in der basalen Lage von den übrigen Zellen zu unterscheiden.

Zwischen den Septen sind die anderen helleren, mehr polyedrischen Zellen in Säulen angeordnet, die den Coriumpapillen aufsitzen und sich nach oben wenig verjüngen und in die Epidermiswarzen fortsetzen.

Die dunkleren Zellen sind durch ihre Grösse vor den anderen geeignet, um den Verlauf der Ranvierschen Epithelfibrillen zu studieren, die von den Herxheimerschen Fasern als solche unterschieden und gesondert beschrieben werden sollen.

Technisches.

Von den in Flemmings Osmiumgemisch[1]) fixierten und in steigendem Alkohol gehärteten Schwielen schneidet man schmale Rechtecke aus der Oberfläche heraus und nimmt mit dem Skalpell möglichst viel von dem unterliegenden Bindegewebe weg. Diese Rechtecke werden in Paraffin eingebettet und in 2,5 bis 5 Mikra dicke Schnitte zerlegt, die nach der japanischen Methode auf Objektträger aufgeklebt werden. Auf ihnen werden die Schnitte weiter behandelt. Man entfernt das Paraffin durch Xylol und bringt das Präparat durch die verschiedenen Alkohole bis in Wasser.

---

[1]) Eine alleinige Härtung in Alkohol ist weniger brauchbar, weil darin alle Teile wesentlich schrumpfen.

Die Färbung geschieht etwas modifiziert nach Kromayer (47) in folgender Weise. Auf die aus dem Wasser kommenden Schnitte werden gleichviel Tropfen von gesättigter, wässeriger Methylviolettlösung und Anilinwasser gebracht; in dieser Mischung bleiben sie 5—10 Minuten. Dann werden sie kurze Zeit in Wasser abgespült, Lugolsche Lösung wird aufgeträufelt, die nach kurzer Einwirkung[1]) wieder durch Wasser ausgewaschen wird. Das Wasser wird vom Rande möglichst abgesaugt und die Präparate in den Trockenschrank gebracht, wo sie solange verbleiben, bis sie lufttrocken geworden sind. Nun entfernt man die Hauptmasse des Farbstoffes in einer Mischung von Anilin und Xylol 1:4 und differenziert in Alkohol absolutus. Dickere Schnitte können noch in Alkohol von 96% gebracht werden. Die dünnsten Präparate werden meist schon genügend durch Anilinxylol ausgezogen. Zwischendurch werden die Schnitte in reinem Xylol bei starker Vergrösserung angesehen und, sobald die fibrilläre Zeichnung in den fraglichen Zellen deutlich ist, in Xyloldamarlack eingeschlossen.

Entfärbt man zu wenig, so erscheinen die Zellen der Septen tiefblau, während sie nach zu starker Differenzierung die gewöhnliche Osmiumfärbung wieder annehmen; dagegen bleiben die Intercellularbrücken mit den Bizzozeroschen Knötchen tiefblau gefärbt. Die anderen Zellen in den Säulen behalten ein mehr gleichmässigeres Blau, das sich nur allmählich aufhellt.

Die Ranvierschen Fibrillen.

Während die Zellen der Säulen ein unentwirrbares, unregelmässiges Netz von leicht gewellten und geraden Fibrillen ent-

[1]) Die Fibrillen färben sich auch ohne Einwirkung von Lugolscher Lösung und lassen sich noch darstellen, wenn die Präparate 5 Minuten in der Jodlösung gelegen haben. Eine längere Einwirkung ist besonders für die Herxheimerschen Fasern angewandt worden. Die Ranvierschen Fibrillen differenzieren sich in 5 Mikra dicken Schnitten am besten nach einer Jodbehandlung von 10 Sekunden.

halten und durch knötchentragende Intercellularbrücken verbunden sind, lassen die Zellen der Septa bei der Untersuchung mit einer starken homogenen Immersion den Verlauf der Protoplasmafibrillen in dem immerhin dichten Gewirr von Fäden stellenweise deutlich erkennen[1]). Es gelingt leicht, an gut gefärbten Präparaten zu verfolgen, wie die Fibrillen sich in die Intercellularbrücken fortsetzen und von beiden Seiten herankommend sich in einem Bizzozeroschen Knötchen vereinigen. Allerdings ist bei guten Fibrillenpräparaten nur ein Teil der Intercellularbrücken deutlich mit Knötchen versehen. Diese treten jedoch bei stärkerer Entfärbung an allen Intercellularbrücken wegen des Kontrastes gegen den gelbgrünlichen Zelleib hervor.

Liegt die Oberfläche einer Zelle der mittleren Lagen im Schnitt, so ist sie ganz von dicken, blauen Punkten bedeckt, die einer Flächenansicht der Knötchen entsprechen und wohl nicht dem Querschnitt von Fibrillen, da diese nur etwa halb so dick sind; ausserdem verschwinden sie bald beim Drehen der Mikrometerschraube. Schon Max Schultze (97) hat diese punktierten Flächenansichten gesehen; auch Bizzozero (9), Ranvier (74), Renaut (82) und Cajal (14) sprechen davon als dem Querschnitt der Brücken. Später hält Ranvier (75) die Punkte für den Querschnitt von Fibrillen. Weidenreich (117) sieht in ihnen den Durchschnitt der dicken exoplasmatischen Fasern, da er sie nur am Rande oder in den Ecken der Zelle antrifft.

Ein Querschnitt von intracellularen Fibrillen, der als solcher mit der Schraube sicher zu erkennen ist, kommt viel seltener zur Beobachtung.

Die Brücken sind nicht von einem Protoplasmamantel umhüllt; wenigstens hat kein solcher an Präparaten nachgewiesen

[1]) Fig. 2.

werden können, bei denen die Interfibrillarsubstanz mit Safranin nach Kromayer (51) vorgefärbt worden war.

In jeder Zelle der mittleren Schichten verlaufen die Fibrillen zu mehreren parallel in gleichmässig gebogener oder mehr gerader Richtung. Dabei durchkreuzen sich die Fibrillensysteme in jeder Richtung, so dass es an vielen Stellen unmöglich ist, den Verlauf der einzelnen Fibrillen zu verfolgen. Sie durchsetzen das ganze Protoplasma, dringen aber nie in den Kern ein.

In den höheren Lagen der Malpighischen Schicht strahlen die Fibrillen nach allen Seiten aus („Strahlenzellen" Koellikers [40]) und verbinden unter sich parallel in Bündeln eine Zelle mit allen Nachbarinnen. Bis zu den obersten Zellen lässt sich diese Struktur verfolgen und selbst in der nach Pfitzner (69) einreihigen Hornschicht kommen kurz nach der Häutung zuweilen der Fläche parallele mit Knötchen versehene Fibrillen vor. Meist jedoch erscheinen die Hornzellen homogen und dicht aneinandergelagert. Eine gefärbte Zellmembran ist deutlich sichtbar. In den übrigen Schichten scheint sie zu fehlen.

An der Kuppe der Cylinderzellen [1]) sind deutliche Knötchenreihen zu sehen und auch äusserst feine Fibrillen in die Zellen zu verfolgen; jedoch wird ein genaues Studium durch die darüberliegenden dickeren Herxheimerschen Fasern unmöglich gemacht. In Safraninpräparaten, die mit Salzsäurealkohol differenziert worden sind und dann nur die Fibrillen zeigen [2]), verlaufen sie parallel zur Längsachse der Zelle bis in die Nähe des Coriums. Knötchen und Brücken zwischen den Längsseiten der basalen Zellen sind wegen der engen Intercellular-

[1]) Fig. 3.

[2]) Auch Reinke (80) und van der Stricht (101) bedienen sich des Safranins zur Darstellung der Fibrillen; ersterer differenziert in Pikrinsäurealkohol, letzterer in Holzessig.

räume selten zu sehen und hier selbst bei Safraninfärbung keine Fibrillen in das Protoplasma zu verfolgen; auch Weidenreich (117) ist dies nicht gelungen.

Die Herxheimerschen Fasern.

Ganz anders aussehende Fäden weisen die beiden unteren Zellagen und besonders die basalen Cylinderzellen auf. Es sind die zuerst von Herxheimer beschriebenen Spiralen, die ich als Fasern von den dünneren Ranvierschen Fibrillen unterscheiden will.

Über ihre Gruppierung orientiert man sich am besten an feinen Querschnitten, wie dies auch Rabl (71) und Weidenreich (117) angegeben haben. Man erkennt [1]), dass der Kern von einem Ringe blauer Punkte umgeben ist, die in ungefähr gleich grossen Abständen angeordnet sind. Herxheimer (33) findet einen geschlossenen Ring, ist aber nach Weidenreich (117) durch Schrägschnitte getäuscht worden.

Zwischen den dicken Punkten lassen sich zuweilen mit Knötchen versehene Brücken nachweisen.

Bei verschiedener Einstellung unter vorsichtigem Gebrauch der Mikrometerschraube erkennt man, wie die Punkte sich an manchen Stellen voneinander entfernen oder nähern und dies entspricht einer ab und zu an Längsschnitten sich findenden langezogenen Netzzeichnung, die von den Herxheimerschen Fasern gebildet wird [2]). Die Fasern sind in Flemming-Präparaten nur wenig geschlängelt und verlaufen oft streckenweise vollständig gerade. Die scheinbar dickeren Fasern am Rande der Cylinderzellen entsprechen Sammelbildern von einzelnen Fasern (Kromayer [51]). In dem Intercellularraum zwischen den basalen und den nächsthöheren Zellen zeigen

[1]) Fig. 4.
[2]) Fig. 3.

die Fasern keine Knötchen. Nach dem Corium zu enden sie vor der Grenze gegen das Bindegewebe, wie man an Längsschnitten, die genau durch die Mitte einer Papille gehen, erkennt.

Dies hat Herxheimer (31, 32, 33) ebenso beschrieben. Auch Schridde (86) lässt die Fasern erst in höheren Abschnitten der untersten Epithelzellen beginnen. Kromayer (44, 46, 47) verfolgt die „geschlängelten Basalfasern" bis in das Corium, während er (50) keine Bindegewebsfasern ins Epithel übergehen sieht. Schon Billroth (6) hat Fortsätze der Epithelzellen in der Froschzunge beschrieben, die sich in den Fibrillen des Bindegewebes verlieren. Auch Hodara (36) sieht einzelne Fasern in das Bindegewebe übergehen. Neuerdings lässt Kromayer (52) die Fasern des Epithels und des Bindegewebes sich in einer Grenzschicht, die von ihnen und dem Epithelzellprotoplasma gebildet wird, treffen, ohne dass ein Zusammenhang der beiden Faserarten zu finden ist. In ähnlicher Weise beschreibt Weidenreich (117), dass sie einer gleichmässigen Linie ineinandergreifen.

Eine direkte Verbindung der Epithel- und Bindegewebszellen durch ununterbrochene Fasern schildern Leydig (59, 60, 61), Blaschko (11) und Schuberg (88, 89, 90, 91, 92). Eddowes (15) sieht die Herxheimerschen Fasern in Zusammenhang mit ähnlichen Fasern im Bindegewebe.

Ins Epithel eindringende Bindegewebsfasern finden Balzer (2), Sarrasin (84), Unna (107), Passarge (67) und Secchi (85). Beneke (3) lässt die Bindegewebsfasern in die Riffelfortsätze des Epithels übergehen, später sieht er (4, 5) Verbindungen zwischen Epithel- und Bindegewebsfasern. Nach Schütz (93, 94, 95) lösen sich elastische Fasern in der feinen Streifung des Stachelmantels auf.

Weder Epithelfibrillen noch Herxheimersche Fasern habe ich mit Sicherheit ins Bindegewebe

und ebensowenig Bindegewebsfasern ins Protoplasma der Epithelzellen verfolgen können.

Vielmehr verbinden sich die Epithelzellen mit dem Corium durch feine Zähnchen, die zwischen eben solche des Coriums eingreifen und dabei frei von Fasern sind; dies erkennt man besonders gut an mit Safranin vorgefärbten Methylviolettpräparaten.

Die Zähnchen setzen sich nach Schuberg (90) in Fasern fort, die mit Bindegewebszellen verbunden sind. G. Meissner (63) und Virchow (113) sehen feine Zähnchen an der oberen Grenze des Coriums, die sie als Enden von Bindegewebsfasern deuten. Als Fortsätze der Epithelzellen werden sie zuerst von J. Henle (28) beschrieben und von F. E. Schulze (98), Langerhans (56), der (55) sie bei Larven als seichte Hervorragungen findet, Unna (105), Leber (57), Cajal (14), Koelliker (40), Kolossow (41) und Schridde (86) bestätigt.

Die Befunde an ödematöser Epidermis des Frosches.

Kann man an normalem Epithel über die Lage der Herxheimerschen Fasern zum Protoplasma nichts sicheres aussagen, so gelingt dies leicht an ödematöser Haut.

Diese wurde folgendermassen gewonnen. Einem Frosch wurde der Arm mit einem dicken, nassen Bindfaden mässig fest umschnürt, so dass keine capillaren Blutungen in den Fingern entstanden. Während einer halben Stunde wurde die Schlinge von Zeit zu Zeit wenig in der Richtung des Fadens um den Arm gedreht und dies an zehn aufeinanderfolgenden Tagen wiederholt. Durch diese Manipulation wurde die Haut in einem ringförmigen Bezirk, welcher der Lage des Bindfadens entsprach, ganz allmählich necrotisch. Diese Stelle benutzten wahrscheinlich Bakterien unbekannter Art zum Eindringen,

während das Tier sich in der Zwischenzeit in einem Aquarium befand. So wurde ein erhebliches Ödem des ganzen Armes erzeugt. Am 10. Tage war das Befinden des Frosches so schlecht, dass er getötet werden musste, um sicher lebensfrische Präparate zu bekommen. Damit ein Austreten der angesammelten Flüssigkeit verhindert werde, wurde der Arm mit einem Seidenfaden am lebenden Tier fest umschlungen und nach sofortiger Tötung der ganze Arm in Flemmingsche Lösung eingelegt.

In den von diesem Präparat gewonnenen Schnitten sind die Intercellularräume mächtig erweitert und zahlreiche weisse Blutkörperchen in ihnen vorhanden. Die Basalzellen, die den Papillen aufsitzen, sind wesentlich verkürzt, während die Zellen der untersten Schicht zwischen den Papillen schmaler und ausserordentlich verlängert erscheinen.

An letzteren ist der Verlauf der Herxheimerschen Fasern sehr gut zu verfolgen[1]). Die Fasern haben ihr Aussehen wenig geändert. Man sieht an geeigneten Stellen von Längsschnitten, wie sie zum Teil durch eine ganze Zelle verlaufen und nach Überschreiten eines queren Intercellularraumes auf der nächsthöheren Zelle ihren Weg eine Strecke weit fortsetzen. Im Intercellularraum sind Knötchen an den Fasern nicht zu sehen. Andere Fasern ohne nachweisbaren Protoplasmamantel laufen ganz schräg durch einen Intercellularraum zur benachbarten Cylinderzelle und schliessen sich dieser in ihrem weiteren Verlauf an. Auch Fasern, die von Zellen der zweiten Schicht zwischen die Basalzellen eindringen, werden beobachtet; aber diese Fasern nehmen eine deutliche Protoplasmadecke, die durch Brücken mit den benachbarten Cylinderzellen in Verbindung steht, mit oder verlaufen schräg und ohne nachweisbare protoplasmatische Hülle zu einer tiefer liegenden Zelle.

[1]) Fig. 5.

Die frei im Intercellularraum verlaufenden Fasern werden nach Kromayer (46) von Zellen der zweiten Schicht zwischen den Cylinderzellen hindurch zum Corium abgegeben. Rabl (71) meint, dass die von Lott (62) und Langerhans (56) beschriebenen flügelartigen Fortsätze der zweiten Schicht als intercellulare Fasern in der unteren Lage imponieren. Weidenreich (117) lässt solche Fasern in den Flügelzellen oder in eben angeschnittenen Zellkanten von Cylinderzellen liegen.

Eine bogenförmige Verbindung der Herxheimerschen Fasern zweier benachbarter Basalzellen, wie es Schridde (86) beschreibt, habe ich nie gesehen.

An Querschnitten erscheinen die Fasern wiederum als Punkte, die deutlich in langen, die Zellen untereinander verbindenden Intercellulärbrücken liegen[1]. Entweder trifft man sie in der Wurzel der Brücken oder mitten im Verlauf derselben, seltener frei im Intercellularraum. Zuweilen liegen zwei Punkte in einer Brücke und man kann mit der Mikrometerschraube erkennen, dass es sich um den optischen Querschnitt von Fasern handelt, die sich dadurch deutlich von den hie und da vorhandenen Bizzozeroschen Knötchen unterscheiden.

Die dicken Punkte in den Wurzeln der Brücken entsprechen Fasern, die im peripheren Protoplasma der Cylinderzellen sich befinden, während ähnliche frei im Intercellularraum liegende Punkte und solche im Verlauf einer Brücke durch den Intercellularraum Fasern entsprechen, die von einer Zelle zur anderen schräg hinüberziehen oder von Zellen der zweiten Schicht stammen.

Ganz frei von Herxheimerschen Fasern ist das basale Protoplasma der Cylinderzellen[2]. Dieses verbindet sich durch ein protoplasmatisches Maschenwerk oder dünne Protoplasmabrücken mit einer auf der Coriumgrenze liegenden schmalen,

[1] Fig. 6.
[2] Fig. 5.

kontinuierlichen und faserlosen Protoplasmaschicht, die vielleicht mit Kromayers Grenzschicht (52) identisch ist.

Flemming (21) und Mitrophanow (66) sehen die Brücken direkt mit dem Corium verbunden.

Die eigentlichen Intercellularbrücken verlaufen zwischen den basalen Teilen der Cylinderzellen unregelmässig; erst in den höheren Abschnitten der Intercellularräume zwischen den basalen Zellen sind die einzelnen Brücken parallel untereinander und die Abstände zwischen den Brücken werden annähernd gleich. Neben den von der ersten zur zweiten Zellage hinüberziehenden Herxheimerschen Fasern sieht man blasser als diese gefärbte Intercellularbrücken. Färbt man mit Safranin vor, so werden die Brücken rot, während die Herxheimerschen Spiralen tiefblau hervortreten. Nur einzelne Brücken sind mit Knötchen versehen und diese sind meist ganz blass und nur ausnahmsweise dunkelblau gefärbt. Bei Vorbehandlung mit Safranin erscheinen diese vereinzelt vorkommenden Knötchen violett. Eine Fortsetzung irgendwelcher Brücken in die Cylinderzellen ist nicht an diesen Präparaten von ödematöser Haut darzustellen.

In den höheren Schichten sind die Ranvierschen Fibrillen und die Intercellularbrücken und Knötchen kaum gegen die normale Epidermis verändert. Nur die Intercellularräume sind mässig erweitert. Trotz des wenig veränderten Bildes gelingt die Färbung der Fibrillen bei weitem nicht so schön als an unveränderter Oberhaut, was vielleicht darin seinen Grund hat, dass durch das Ödem das Protoplasma der Zellen komprimiert und in seiner Dichte den Fibrillen ähnlicher geworden ist.

—

Zusammenfassung und Schlussfolgerungen.

Nimmt man alle diese Befunde zusammen, so geht daraus hervor, dass alle Zellen im Epithel der Daumenschwiele des Frosches durch Intercellularräume getrennt sind. Nur die Hornschicht bildet im allgemeinen ein Continuum. Die Intercellularräume der tieferen Schichten können bei Ödem durch Körperflüssigkeit aus dem Corium, die man als Lymphe bezeichnen muss, gedehnt werden auf einem Wege, der wohl schon unter normalen Verhältnissen vorhanden ist und von Lymphe durchspült wird.

Da dieselben Intercellularräume in der menschlichen Epidermis zu finden sind, können nach oberflächlichen, nicht beachteten Epithelabschürfungen leicht Infektionen und Entzündungen entstehen; daher müssen auch die kleinsten Wunden der Epidermis sorgfältig beachtet werden, damit sie nicht als Eingangspforte für Mikroorganismen dienen können.

Die Intercellularräume des Frosches werden von Intercellularbrücken, die überall mit Knötchen versehen sind, durchquert. Die Brücken der Cylinderzellen können bei Ödem stark gedehnt werden; die Knötchen verschwinden dabei zum grössten Teil und Ranviers Annahme, dass die Knötchen ein elastisches Organ seien, gewinnt dadurch an Wahrscheinlichkeit.

Alle oben erwähnten Deutungen der Knötchen, die auf ihrem Vorkommen an langen Brücken beruhen, müssen verworfen werden, denn es ist sicher, dass sie bei wirklich gedehnten Brücken seltener sind.

Zu Reinkes und Rabls Auffassung muss bemerkt werden, dass sie auf jeden Fall in einem Zusammenhang mit der Zellteilung steht. Da nun die basalen Zellen sich in einer zur Oberfläche parallelen Ebene teilen, so bliebe es unerklärt, woher die Knötchen zwischen den Cylinderzellen stammen.

Eine Ableitung der Knötchen aus Zellteilungen, die im Embryonal- oder Larvenleben sich vollzogen haben, ist nicht möglich, da zu dieser Zeit keine Knötchen vorhanden sein sollen.

Die Knötchen der starreren, höheren Schichten beim erwachsenen Tier können entweder nicht ausgezogen werden oder sie kehren bei der Fixierung und Härtung wieder zum gewöhnlichen Zustand zurück.

Die Intercellularbrücken setzen sich in die Zellen hinein fort und stehen durch die intracellularen Fibrillen in Verbindung. Der Typus wird durch solche Fibrillen dargestellt, die von einem Knötchen durch die Zelle in mehr oder weniger gestrecktem Bogen zu einem nächsten Knötchen verlaufen, so dass jede einzelne intracellulare Fibrille ihre Zelle mit zwei Nachbarinnen verbindet.

Ausser den Fibrillen finden sich in den unteren Lagen die Herxheimerschen Fasern. Die Spiralform derselben kann nicht auf Schrumpfung beruhen, da im Innern derselben Zelle gerade Fibrillen zu sehen sind.

Von den Fibrillen unterscheiden sich die Fasern schon durch ihr Verhalten gegen Farbstoffe. Bei Safraninbehandlung und Differenzierung in Salzsäurealkohol nehmen die Fasern keinen Farbstoff an, während die Fibrillen deutlich hervortreten. Methylviolett färbt die Herxheimerschen Fasern wesentlich dunkler als die Ranvierschen Fibrillen (Jaddassohn [38]); die ersteren halten den Farbstoff länger zurück, doch hat dies wohl auch darin seinen Grund, dass die Fasern dicker sind und nie die Feinheit der Fibrillen erreichen.

Die Fasern verlaufen immer mehr oder weniger geschlängelt, die Fibrillen dagegen in gleichmässigen Bogen.

In den Intercellularräumen sind die unveränderten Fibrillen durch Knötchen ausgezeichnet; die Fasern aber zeigen nie ähnliche Verdickungen.

Die Herxheimerschen Fasern liegen entweder in der äussersten Protoplasmaschicht der beiden untersten Zellagen oder frei in den Intercellularräumen zwischen den Cylinderzellen. Die Fibrillen sind im Gegensatz dazu im ganzen Protoplasma aller, mit Ausnahme der vollständig verhornten Zellen, vorhanden.

Trotz dieser Unterschiede sind Fasern und Fibrillen als protoplasmatische Bildungen aufzufassen. Beide dienen, wie dies Kromayer (52) eingehend auseinandergesetzt hat, der Festigung der Epidermis. Nur möchte ich annehmen, dass in den tiefen Lagen die Fasern die noch funktionslosen jungen Fibrillen ersetzen. Die Fasern bleiben unverändert in der Tiefe, während die Fibrillen mit den neuen Zellen in die Höhe rücken und in der zurückbleibenden Cylinderzelle immer wieder nachgebildet werden. Die Schlängelung der Spiralfasern entspricht der ihnen von Kromayer (52) zugesprochenen Fähigkeit, Zug- und scherenden Kräften, die auf das Epithel einwirken, zu begegnen; ihre äussere Gestalt entspricht ihrer funktionellen Anpassung. Besonders bei Ödem wird der feste Zusammenhalt der tiefen Zellen durch die Herxheimerschen Fasern gewährleistet.

Die durch Ödem dicht auf dem Corium deutlich werdende, kontinuierliche Protoplasmalage, welche durch ein Maschenwerk von Protoplasmafäden mit den Cylinderzellen zusammenhängt, ermöglicht eine Erklärung über die Neubildung des Protoplasmas der Cylinderzellen. Zum Teil fliessen die verbindenden Protoplasmafäden zusammen und ergänzen das durch Teilung verminderte Protoplasma der Cylinderzellen, das seinerseits dem Kern neue Stoffe zuführt und weitere Vermehrung auf diese Weise ermöglicht. Zum Teil erweitern sich die Räume zwischen den Fäden, so dass nur die Intercellularbrücken übrig bleiben. Das Protoplasma der einzelnen Zellen schiebt sich allmählich mit den verbindenden Intercellularbrücken in die Höhe, bis

diese einen bestimmten Abstand von der nächst höheren und nächst älteren Brücke erreicht haben; dies Spiel setzt sich fort, bis genügend Protoplasma zu einer neuen Zellteilung sich gebildet hat.

Über die Entstehung der Bizzozeroschen Knötchen, der Ranvierschen Fibrillen und der Herxheimerschen Fasern kann nur die Untersuchung einer hinreichend grossen Serie embryonalen Hautmateriales Aufschluss bringen.

Literaturverzeichnis.

Die mit einem * versehenen Nummern sind nach den in Klammern beigefügten Autoren zitiert.

1. *Arnold, Virchows Archiv, Bd. 64. 1875. S. 394. (Nach Leber [57]).
2. Balzer, Archives de physiologie, 1882. S. 314, referiert von Unna in Monatshefte für praktische Dermatologie. Bd. 2. 1883. S. 217.
3. Beneke, Centralblatt für allgemeine Pathologie u. pathologische Anatomie. Bd. 4. 1893. S. 580.
4. — Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft, Göttingen; Anatomischer Anzeiger, Bd. 8. 1893. S. 165.
5. — Verhandlungen der Gesellschaft deutscher Naturforscher und Ärzte. Wien. 1894. 2. Teil. 2. Hälfte. S. 24.
6. Billroth, Müllers Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftl. Medizin. 1858. S. 159.
7. *Bizzozero, Annali unniversali di Mediz., Vol. 190. 1864 (nach Rabl, [72]).
8. — Estratto dei Rendiconti del Reale Istituto Lombardo. Ser. 2. Vol. 3. Fasc. 16. 1870. S. 5. Referiert von Boll in: Centralblatt für die medizinischen Wissenschaften. Bd. 9. 1871. S. 482.
9. — Moleschott, Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen und der Tiere. Bd. 11. 1876. S. 30.
10. — Internationale Monatsschrift für Anat. und Histologie. Bd. 2. 1885. S. 278.
11. *Blaschko, Archiv für Anatomie und Physiologie, physiologische Abteilung. 1885. S. 575.
12. — Verhandlungen der deutschen dermatologischen Gesellschaft, 1. Kongress, 1889. S. 232.
13. Branca, Journal de l'anatomie (Robin). Bd. 43. 1907. S. 341, 433, 447 und 467.
14. Cajal, Internationale Monatsschrift für Anatomie und Histologie. Bd. 3. 1886. S. 250.
15. Eddowes, Monatshefte für praktische Dermatologie. Bd. 11. 1890. S. 89.
16. Ehrmann, Archiv für Dermatologie und Syphilis. Bd. 22. 1890. S. 955.

17. Ehrmann, Diskussion zu 46.
18. — Archiv für Dermatologie und Syphilis. Bd. 24. 1892. S. 184.
19. — Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. 43. 1894. S. 79.
20. — Monatshefte für praktische Dermatologie. Bd. 24. 1897. S. 552.
21. Flemming, Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. 16. 1871. S. 341.
22. — Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung, Leipzig. 1882. S. 45 ff.
23. — Merkel-Bonnet, Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgesch. Bd. 3. 1893. S. 44 ff.
24. — Anatomische Hefte. Bd. 6. 1895. Heft 17. S. 1.
25. Frey, Handbuch der Histologie und Histochemie. Leipzig. 1. Auflage. 1867. S. 81.
26. Garten, Archiv für Anatomie und Physiologie, physiologische Abteilung 1895. S. 401.
27. *Gobbé, Klinick, Leyden. Bd. 4. 1849. 1ste en 2de Stuk. Bl. 144. S. 1. (nach Virchow [114]).
28. *Henle, J., Handbuch der Eingeweidelehre des Menschen. 1862. S. 7 (nach F. E. Schulze [98]).
29. *Henle, A: Nachrichten der k. Akademie in Göttingen. 1887. Nr. 14. S. 400.
30. Heitzmann, Sitzungsberichte der k. Gesellschaft der Wissenschaften. Wien. Bd. 67. 1873. Mathematisch-naturwissenschaftl. Klasse. Abteilung 3. H. 5. S. 154.
31. Herxheimer, Archiv für Dermatologie und Syphilis. Bd. 21. 1889. S. 645.
32. — Diskussion zu 46.
33. — und H. Müller: Archiv für Dermatologie und Syphilis. Bd. 36. 1896. S. 93.
34. — Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. 53. 1899. S. 510.
35. — Ibidem. Bd. 54. 1899. S. 289.
36. Hodara, Monatshefte für praktische Dermatologie. Bd. 25. 1897. S. 205.
37. *Ide, La Cellule. Bd. 4. 1888. S. 403 und Bd. 5. 1889. S. 321.
38. Jaddassohn, Diskussion zu 46.
39. Key und Retzius, Biologische Untersuchungen. Leipzig. 1881. S. 105 und Nordiskt Medicinskt Arkiv. 1876. Nr. 5. 2.
40. Koelliker, Gewebelehre. Leipzig. 6. Auflage. 1889. S. 190 ff.
41. Kolossow, Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. 52. 1898. S. 1.
42. Kopsch, Raubers Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Leipzig. 7. Aufl. 1908. Abteilung 6. S. 819 ff.
43. *Krause, Beiträge zur Kenntnis der Haut der Affen, Dissertation, Berlin, 1888 (nach Unna [108]).
44. Kromayer, Archiv für Dermatologie und Syphilis. Bd. 22. 1890. S. 87.
45. — Ibidem. S. 557.
46 — Verhandlungen der deutschen dermatologischen Gesellschaft. 2. Kongress, 1891. S. 303.
47. — Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. 39. 1892. S. 142.

48. Kromayer, Diskussion zu 5.
49. — Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. 42. 1893. S. 1.
50. — Dermatologische Zeitschrift. Bd. 4. 1897. S. 335.
51. — Monatshefte für praktische Dermatologie. Bd. 24. 1897. S. 449.
52. — Archiv für Entwickelungsmechanik. Bd. 8. 1899. S. 253.
53. *Küttner, Centralblatt für die medizinischen Wissenschaften. 1875. Nr. 41. (nach Leber [57]).
54. Langerhans, Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. 9. 1873. S. 742.
55. — Ibidem S. 745.
56. — Virchows Archiv. Bd. 58. 1873. S. 33.
57. Leber, Archiv für Ophthalmologie. Bd. 28. 1878. Abt. 1. S. 252.
58. Leydig, Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. 12. 1876. S. 141.
59. — Festschrift der naturforschenden Gesellschaft. Halle. 1879. S. 131.
60. — Zelle und Gewebe. Bonn. 1885.
61. — Biologisches Centralblatt. Bd. 12. 1892. S. 444.
62. Lott, Untersuchungen aus dem Institut für Physiologie und Histologie in Graz, herausgegeben von Rollet. Heft. 2. 1871. S. 266.
63. *Meissner, G., Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Haut. 1853. (nach F. E. Schulze [98]).
64. Meissner, H., Berliner klinische Wochenschrift. 1896. Nr. 10. S. 219.
65. *Merkel, Deutsche mediz. Wochenschr. 1904. Nr. 16 (nach Reinke [81]).
66. Mitrophanow, Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. 41. 1885. S. 302.
67. *Passarge, Dermatologische Studien. Bd. 17. 1894. S. 7 (nach Schütz [95]).
68. Peremeschko, Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. 17. 1880. S. 185.
69. Pfitzner, Morphologisches Jahrbuch. Bd. 6. 1880. S. 470.
70. Rabl, Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft, Berlin; Anatomischer Anzeiger. Bd. 12. 1896. S. 33.
71. — Archiv für Dermatologie und Syphilis. Bd. 41. 1897. S. 3.
72. — Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. 48. 1897. S. 430.
73. *Rählmann, Archiv für Ophthalmologie. Bd. 23. 1873. Abt. 1. S. 182 (nach Leber [57]).
74. Ranvier, Comptes rendus des séances de l'académie des sciences. Paris. t. 89. 1879. S. 667.
75. — Ibidem. T. 95. 1882. S. 1374.
76. — Traité technique d'histologie. 2. Auflage. 1889.
77. — Archives d'anatomie microscopique. T. 2. 1898. S. 510.
78. — Ibidem. T. 3. 1899. S. 3.
79. Reinke, Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. 30. 1887. S. 200.
80. — Ibidem Bd. 43. 1894. S. 377.
81. — Anatomischer Anzeiger. Bd. 28. 1906. S. 369.
82. Renaut, Compte rendu de la 14. session de l'association française pour l'avancement des sciences. Grenoble. 1885. Bd. 1. S. 152 und 214. Bd. 2. S. 461.

83. Retterer, Journal de l'anatomie (Robin). Bd. 44. 1908. S. 470.
84. *Sarrasin, F. und P., Ergebnisse naturwissenschaftlicher Reisen auf Ceylon. 1887 (nach Schütz, [95]).
85. Secchi, Archiv für Dermatologie und Syphilis. Bd. 34. 1896. S. 389.
86. Schridde, Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. 67. 1906. S. 291.
87. Schrön, Moleschott, Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen und der Tiere. Bd. 9. 1863. S. 93.
88. Schuberg, Sitzungsberichte d. physikalischen-medizinischen Gesellschaft zu Würzburg. 1891. S. 60.
89. — Ibidem 1893. S. 44.
90. — Arbeiten aus dem zoologisch-zootomischen Institut zu Würzburg. Bd. 10. 1895. S. 59.
91. — Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. 74. 1903. S. 303.
92. — Ibidem Bd. 87. 1907. S. 551.
93. Schütz, Archiv für Dermatologie und Syphilis. Bd. 24. 1892. S. 758.
94. — Ibidem Bd. 29. 1894. S. 36.
95. — Ibidem Bd. 36. 1896. S. 111.
96. Schultze, Max, Virchows Archiv. Bd. 30. 1864. S. 260.
97. — Centralblatt für die medizinischen Wissenschaften. Bd. 2. 1864. S. 177 und 257.
98. Schulze, F. E., Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. 3. 1867. S. 137.
99. — Sitzungsberichte der k. p. Akademie der Wissenschaften. Berlin 1896. Bd. 2. S. 971.
100. *Sticker, Über die Entwickelung des Wollhaares beim Schaf. Dissert. Berlin. 1887. (nach Unna [108]).
101. van der Stricht, Diskussion zu 4.
102. Studnicka, Sitzungsberichte der k. böhm. Gesellschaft der Wissensch. Prag. 1902. Nr. 48. Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse. S. 9.
103. *Thoma, Virchows Archiv. Bd. 64. 1875. S. 203. (nach Leber [57]).
104. Tischutkin, St. Petersburger Nachrichten der k. Mil. med. Akademie. 1901. Nr. 2. Referiert von Stieda in: Merkel-Bonnet, Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte. Bd. 11. 1901. S. 647.
105. Unna, Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. 12. 1876. S. 674.
106. — Ziemssens Handbuch der speziellen Pathologie und Therapie. 1883. Bd. 14. 1. Hälfte. S. 26 ff.
107. — Dermatologische Studien. 1. Reihe. 3. Heft. 1887. S. 56. (nach Schütz [95]).
108. — Monatshefte für praktische Dermatologie. Bd. 7. 2. 1888. S. 833.
109. — Ibidem. Bd. 19. 1894. S. 1.
110. — Orths Lehrbuch der speziellen pathologischen Anatomie: Die Histopathologie der Hautkrankheiten. 1894. 8. Lieferung, Ergänzungsband 3. Teil. S. 697. ff.
111. — Monatshefte für praktische Dermatologie. Bd. 20. 1895. S. 75.
112. — Ibidem. Bd. 37. 1903. S. 289 und 337.

113. *Virchow, Würzburger Abhandlungen. Bd. 4. S. 84. (Nach F. E. Schulze [98]).
114. — Centralblatt für die medizinischen Wissenschaften. Bd. 2. 1864. S. 225. und 289.
115. Waldeyer, Deutsche medizinische Wochenschrift. 1895. Nr. 44.
116. *Weber, O. Virchows Archiv. Bd. 15. 1858. S. 498 Anmerk. (nach Max Schultze [97]).
117. Weidenreich, Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. 56. 1900. S. 169.
118. Zander, Archiv für Anatomie und Physiologie, anatomische Abteilung. 1888. S. 51.
119. *Zander und Grosse, Über Keratohyalin u. Eleidin u. ihre Beziehung zum Verhornungsprozess. Dissert. Königsberg. 1892 (nach Rabl [72]).
120. Zimmermann, Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. 52. 1898. S. 683.

Tafelerklärung.

Sämtliche Präparate stammen von der Daumenschwiele der männlichen Rana fusca aus den Monaten September und Oktober, sind in Flemmingscher Lösung fixiert und mit Methylviolett gefärbt; nach ihnen wurden die Zeichnungen mit der Camera entworfen.

Figur 1. Übersichtsbild der Epidermis der Froschdaumenschwiele; Zeiss, Ocular 2, Objektiv 3 mm, Tubuslänge 160 mm.

Figur 2. Längsschnitt durch vier dunkle Zellen aus der Mitte der Epidermis; Zeiss, Ocular 12, Immersion, Tubuslänge 145 mm.

Figur 3. Längsschnitt durch zwei basale Cylinderzellen an der Basis einer Papille; Zeiss, Ocular 12, Immersion, Tubuslänge 160 mm.

Figur 4. Querschnitt durch vier basale Cylinderzellen; Zeiss, Ocular 12, Immersion, Tubuslänge 142 mm.

Figur 5. Längsschnitt durch vier basale Zellen zwischen zwei Papillen: Ödem der Haut; Zeiss, Ocular 12, Immersion, Tubuslänge 160 mm.

Figur 6. Querschnitt durch eine basale Zelle: Ödem der Haut; Zeiss, Ocular 12, Immersion, Tubuslänge 142 mm (Zeiss, Immersion überall 2 mm).

Aus der geburtshilflichen Klinik der k. und k. Tierärztlichen Hochschule in Wien. (Vorstand: Hofrat Prof. Dr. Polansky).

ÜBER DEN

BAU DES ENDOMETRIUMS BEIM HUNDE

MIT

BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG DER CYKLISCHEN VERÄNDERUNGEN AN DEN UTERINDRÜSEN.

VON

KARL KELLER.

Mit 1 Abbildung im Text und 14 Figuren auf den Tafeln 17/19.

Einleitung.

Die Bearbeitung dieses Themas entsprang der von mir ursprünglich gehegten Absicht, eine Studie über eine vermeintliche Endometritis glandularis bei der Hündin anzustellen. Gelegentlich einer grösseren Reihe von Untersuchungen des Endometriums an einem Materiale, das von unbekannten, getöteten Hündinnen herrührte, fand ich hyperplastische Zustände am Endometrium, die mir ein Analogon zu bilden schienen zu jenen Prozessen beim Weibe, die bis vor kurzem noch fast allgemein als Endometritis glandularis bezeichnet wurden. Die betreffenden mikroskopischen Bilder zeichneten sich durch einen so überaus grossen Reichtum an Uterindrüsen aus, dass ich der Ansicht war, bestimmt eine pathologische Veränderung, und zwar chronisch-entzündlicher Art, vor mir zu haben. Zu dieser Ansicht führte mich namentlich der Umstand, dass in der Mehrzahl der untersuchten Präparate ein weit geringerer Gehalt von Drüsen zu finden war. Nichtsdestoweniger ergab sich aber nunmehr eine unüberwindliche Schwierigkeit, die Grenze zwischen dem Normalen und dem vermeintlich Pathologischen zu ziehen. Ich suchte nach einer ähnlichen Norm, wie sie Gebhard für die Endometritis glandularis hyperplastica des Menschen aufgestellt hat, welcher diesbezüglich sagt: „Der Abstand zwischen zwei benachbarten Drüsen beträgt nicht mehr wie in der normalen Corpus-Schleimhaut, etwa das vier- bis fünffache des Drüsenquerschnittes, sondern ist diesem gleich oder sogar noch kleiner als dieser.“

Aus der Literatur konnte ich in dieser Richtung keine verwertbaren Angaben finden und das von mir bis dahin gesammelte Material berechtigte mich aber nicht im geringsten zur Aufstellung einer ähnlichen Behauptung. Abgesehen von der Drüsenmasse als solcher zeigten die Präparate in bezug auf den Bau des Endometriums eine Reihe von Differenzen, die ich nur durch den verschiedenartigen Funktionszustand erklären konnte, welcher den Organen bei der Entnahme zukam. Ich hatte diesen aber, ausgenommen die Brunst, in keiner Weise berücksichtigt und für die Untersuchung festgelegt. Um zu einem brauchbaren Resultate zu gelangen, begann ich die Untersuchung nochmals auf neuer, im folgenden beschriebener Grundlage. Die Ergebnisse boten mir so viel des Interessanten, dass ich den normalen Bau der Gebärmutterschleimhaut des Hundes und ihre cyklischen Veränderungen zum Gegenstande der vorliegenden Publikation gemacht habe.

Das Vorkommen einer Endometritis glandularis beim Hunde in der Art, wie sie in der gynäkologischen Literatur verzeichnet ist, halte ich auf Grund der gemachten Befunde für soviel wie ausgeschlossen. Die ursprünglich für Endometritis glandularis gehaltenen Prozesse sind nichts anderes als ein ganz bestimmtes Stadium in der Reihe der Umwandlungen, die das Endometrium periodisch von einer Brunst zur anderen durchmacht. Die beim Hunde vorkommende Endometritis chronica jedoch unterscheidet sich deutlich durch ihren ausgesprochen pathologischen Charakter von jenen in Rede stehenden Funktionszuständen. Über das genauere Resultat diesbezüglicher Untersuchungen behalte ich mir vor, bei anderer Gelegenheit zu berichten.

Es sind in neuester Zeit deutliche und berechtigte Zweifel an der Existenz der Endometritis glandularis beim Weibe aufgetaucht (Theilhaber). Hitschmann und Adler haben nun auf Grund eines reichen Beobachtungsmateriales dargetan, dass die beim Weibe allgemein als Endometritis glandularis

hypertrophica und Endometritis glandularis hyperplastica geschilderten Drüsenveränderungen identisch sind mit jenen Drüsenbildern, wie sie dem prämenstruellen Stadium des gesunden Endometriums eigen sind. Sie schlagen deshalb vor, die beiden Bezeichnungen „sowohl dem Wortlaute als auch dem Begriffe nach zu streichen". Es gibt ihrer Ansicht nach „nur eine Form der Entzündung der Uterusschleimhaut, das ist die Endometritis interstitialis, Endometritis schlechtweg. Der Entzündungsprozess spielt sich in der Uterusmucosa, analog der Entzündung in anderen Organen, im Stroma ab. Die Diagnose der Endometritis beruht auf dem Nachweise der Infiltrationszellen, den morphologisch und tinctoriell wohl charakterisierten Plasmazellen". Ich habe diese als Kriterium der Entzündung hingestellten Zellen bei der chronischen Endometritis des Hundes ebenfalls nachweisen können, halte es aber noch für verfrüht, mich endgültig über diesen Befund auszusprechen.

Im folgenden soll nur vom gesunden Endometrium der Hündin mit Ausschluss der Gravidität die Rede sein. Mein hauptsächlichstes Bestreben ging dahin, die einzelnen Stadien, welche sich an der Gebärmutterschleimhaut während ihres Veränderungscyklus ausprägen, in ihren grossen Umrissen möglichst scharf zu zeichnen. Es sind vor allem die morphologischen Verhältnisse der Drüsen und des Stromas, welche zu dieser Charakteristik ausreichen. Soweit es möglich war, habe ich auch feineren Einzelheiten im Bau des Endometriums, sowie physiologischen Vorgängen meine Aufmerksamkeit zugewandt und sie in den Bereich meiner Untersuchung und Besprechung gezogen. So viele Fragen ich auch unbeantwortet lassen musste, ich hoffe doch, dazu beigetragen zu haben, die bestehenden Anschauungen über diesen Gegenstand zu erweitern.

Allgemeines.

Über den feineren Bau des Uterus unserer Haustiere liegt bereits eine grössere Reihe von Arbeiten vor, in welchen der Hund als Untersuchungsobjekt eine weitgehende Berücksichtigung findet. Gerade bei diesem Tiere hat man auch die verschiedenen Funktionszustände wie die Brunst (Solowieff, Retterer, Storch), die Gravidität (Henricius, Storch, Bonnet) und das Puerperium (Noll, Strahl) zum Gegenstande sehr eingehender Untersuchungen gemacht. Nichtsdestoweniger findet man aber über die physiologischen Veränderungen am nicht graviden Uterus mit Rücksicht auf die seit der letzten Brunst verflossene Zeit keinen Aufschluss, wie dies auch schon eingangs erwähnt wurde. So wie das Endometrium der Säugetiere überhaupt, so hat man auch die Gebärmutterschleimhaut des nicht graviden oder puerperalen Hundeuterus abgesehen von den Brunsterscheinungen als etwas Ruhendes und Unveränderliches angesehen. Zur Orientierung über den bisherigen Stand unserer Kenntnisse über diesen Gegenstand citiere ich hiemit Ellenberger: „Hinsichtlich der Struktur der letzteren (Mucosa) ist zunächst hervorzuheben, dass ihre Oberfläche von einem beim Pferde, den Wiederkäuern und Schweine hohen, bei den Fleischfressern niedrigen flimmernden Cylinderepithel ausgekleidet ist, welches sich auch in die in das Stratum mucosum eingelagerten Drüsen hinein fortsetzt. Es besteht aus schmalen, kegelförmigen Zellen, welche innig miteinander verbunden sind, so dass sich häufig an gehärteten Schnittpräparaten die Epithellage in Form einer zusammenhängenden Membran loslöst. Gewöhnlich zeigen die Epithelien an ihrem Fussende einen oder mehrere Fortsätze, welche einer feinen Basalmembran aufsitzen. Neben diesen cylindrischen Zellen und zwischen denselben kommen ferner in dem Uterus-

epithel auch häufig andere Formen zur Beobachtung. Dieselben sind niedriger und mehr rundlich gestaltet.

Das Stratum proprium der Mucosa wird von einem Bindegewebsgerüst gebildet, welches jedoch nicht in allen Schichten gleichmässig eingerichtet erscheint und eine Unterscheidung in mehrere Abteilungen notwendig macht. Unmittelbar unter dem epithelialen Überzuge, resp. der mit demselben in Verbindung stehenden Basalmembran findet sich ein ungemein zellenreiches Gewebe vor, welches aus einem zarten Reticulum besteht, in dessen Maschen zahlreiche, dicht nebeneinander liegende und das Reticulum vollständig verdeckende Zellen von spindelförmiger oder rundlicher Gestalt eingelagert sind (Stratum subepitheliale s. cellulare nach Ellenberger). Weiter nach aussen geht dieses Stratum in ein anderes, ähnlich gebautes über, in welchem die Fasern des Reticulum als Bindegewebsfasern deutlich hervortreten und die Zelleneinlagerung auch nicht mehr so massenhaft ist (Stratum reticulare). Hierauf folgt eine Schicht fibrillären Bindegewebes (Stratum fibrillare), dessen Bündel einerseits mit jenen Bindegewebszügen in Verbindung stehen, welche in der anstossenden Muscularis verlaufen, andererseits sich in das Reticulum des Stratum reticulare und subepitheliale auflösen . . . .

Die Drüsen der Uterusschleimhaut treten unter zwei Formen auf, als Utricular- oder Uterindrüsen und als Krypten. Die ersteren kommen bei sämtlichen Haustiergattungen vor und stellen 1,20 bis 2,0 mm lange, schlauchförmige Drüsen dar, welche bei dem Pferde und der Katze meist einfach sind, bei den übrigen Haustieren dagegen sich in der Regel in zwei bis drei Äste teilen, welche wiederum in secundäre Zweige zerfallen können. Letztere zeigen bei jugendlichen Tieren einen ziemlich geraden Verlauf; bei dem erwachsenen Tier dagegen sind sie stark gewunden und lassen auch häufig Ausbuchtungen der Drüsenmembran beobachten. Jener Teil der Drüsen, welcher

in der Nähe der Oberfläche der Schleimhaut gelegen ist, und welchen man auch als Ausführungsgang bezeichnen könnte, erscheint stets mehr gestreckt und senkrecht zur Oberfläche der Schleimhaut verlaufend. Das Kaliber der Drüsen ist bei jungfräulichen Tieren an allen Stellen gleich; bei trächtig gewesenen Tieren ist dasselbe dagegen sehr ungleichmässig, da hier die Drüsen mit zahlreichen Ausstülpungen versehen sind. Mit ihren blinden, häufig kolbig aufgetriebenen Enden erstrecken sie sich bis zur Muscularis mucosae und werden hier häufig von schalenförmigen Vertiefungen derselben aufgenommen.

Die Uterindrüsen bestehen aus einer dünnen, strukturlosen Basalmembran, deren innerer Fläche ein flimmerndes cylindrisches Epithel von der Höhe und Beschaffenheit, wie es die Oberfläche der Schleimhaut besitzt, anliegt, während ihre äussere Fläche von platten Zellen mit abgeplatteten Kernen, deren Längsachse in jener der Drüsenschläuche gelegen ist, bedeckt ist. Nach aussen werden die Drüsen von einer Art Scheide umgeben, welche von der verdichteten, vielfach durchbrochenen Grenzschicht des interglandulären Gewebes dargestellt wird und mit diesem daher untrennbar verbunden ist, während sie mit der Basalmembran der Drüsen nur in lockerer Verbindung steht. Der Zwischenraum zwischen beiden, der als ein Lymphraum anzusprechen ist, erscheint daher stets heller als die Umgebung. In den unteren Partien der Drüse erfährt die in Rede stehende Scheide eine Verstärkung und besteht hier aus mehreren concentrisch angeordneten Lagen von Bindegewebsfibrillen. Die Innenfläche der Scheiden wird in ähnlicher Weise wie die Basalmembran von endothelioiden Zellen bedeckt.

Zu diesen Utriculardrüsen gesellen sich beim Hunde und bei der Katze kurze (0,14 mm) ovale, einfache Drüsensäckchen, die sogenannten Krypten Bischoffs. Sie liegen dicht nebeneinander, sind gleichmässig gross und besitzen eine birn-

Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4.



Fig. 5.



Keller. Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden Lichtdruck v. C. G. Röder, G.m.b.H. Leipzig.

Fig. 6.

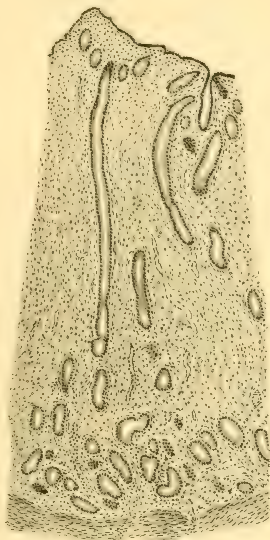


Fig. 7.



Fig. 8.

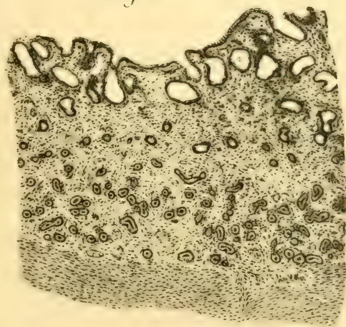


Fig. 9.



Keller. Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden. Lichtdruck v. C. G. Röder G.m.b.H. Leipzig

förmige Gestalt, an welcher man ein bauchig erweitertes unteres Ende und kurz vor der Mündung eine verengte Partie, den sogenannten Drüsenhals, unterscheiden kann, welcher letztere indes bei der Hündin weniger deutlich hervortritt wie bei der Katze. Die Krypten zeigen im allgemeinen den Bau der Utriculardrüsen, d. h. sie werden von einer strukturlosen, von einer einfachen Lage niedriger cylindrischer Epithelien ausgekleideten Basalmembran begrenzt. Letztere wird nach aussen ebenfalls von einer bindegewebigen Scheide umgeben. Zwischen diesen Krypten, und zwar in Abständen von 0,40 mm, liegen die Utriculardrüsen, deren Bau mit der oben gegebenen Beschreibung vollkommen übereinstimmt."

In dieser Schilderung wird wohl deutlich auf den Einfluss des Alters und der Gravidität hingewiesen, doch fehlen selbst nur Andeutungen über irgendwelche sich von einer Brunst zur anderen abspielende Veränderungen, wie sie beim Hunde sowohl am Stroma wie an den Drüsen vorkommen. Dasselbe gilt von der Beschreibung, die Storch vom Endometrium des Hundes gibt:

„Der Uterus des Hundes ist fast ganz so wie bei der Katze gebaut. In der Mucosa sind zweierlei Drüsen eingebettet: Krypten und lange, geteilte Schläuche. Man hat die Existenz der kurzen, birnförmigen Krypten vielfach geleugnet und sie als schief geschnittene Schläuche erklärt (Kondratowitsch). Ellenberger hat jedoch recht, wenn er darauf hinweist, dass man dann bei allen anderen Tieren bei gleichem Schnittverfahren dieselben Krypten erhalten müsste, was doch keineswegs der Fall ist. Wären die Krypten nur Folge schräger Schnittführung, so wäre meines Erachtens die trotz der verschiedensten Richtungen, die man dem Messer gibt, sich gleichbleibende Form der Krypten nicht zu erklären.

Die Krypten und die langen Schläuche sind nach Form, Grösse und dem feineren Bau wie bei der Katze beschaffen.

Das Epithel beider Drüsenformen unterscheidet sich voneinander nicht. Die Flimmerhaare desselben sind nur an ganz frischen Zupfpräparaten zu sehen. An gehärteten Präparaten bleibt von ihnen keine Spur zurück. Ercolani hat das Epithel der Uterindrüsen des Hundes noch als Pflasterepithel bezeichnet. Lott hingegen hat schon die richtige Auffassung vertreten. An Querschnitten der Drüsen sieht man die Umrisse der Zellen unter Carmintinktion ganz schön. Die Form jeder Zelle ist am besten, wie ich das schon mehrmals bemerkt, einem gleichschenkligen abgestutzten Keil oder Dreieck zu vergleichen. Das schmale, flimmernde Ende der Zelle ist dem Lumen der Drüse zugekehrt, das entgegengesetzte breite Ende oder die Basis ruht auf der Grenzmembran auf. Die Anordnung der Zellen entspricht genau der Richtung der Radien eines Kreises und das Bild des Querschnittes der Drüse einer Scheibe, deren Centrum durchbohrt ist."

Die neue Auflage des „Grundriss der vergleichenden Histologie der Haussäugetiere" von Ellenberger und Günther verdient, obwohl nur Grundriss, doch als eine der neuesten Erscheinungen auf diesem Gebiete besonderes Interesse. Es heisst darin:

„Die Schleimhaut enthält zahlreiche Drüsen und ist von einem einfachen Cylinderepithel bedeckt, das sich auch in die Drüsen fortsetzt. Seine Zellen sind ziemlich hoch und schmal und sitzen ohne Vermittlung einer Basalmembran direkt der Propria auf. Nur zu gewissen Zeiten trägt dieses Epithel Flimmerhaare, sonst fehlen sie. Das Stratum proprium ist frei von elastischen Fasern, aber ausserordentlich zellreich, namentlich gegen die Oberfläche zu und in der Umgebung der Gefässe, während die tiefsten Schichten der Schleimhaut durch eingelagerte glatte Muskelfasern ein mehr faseriges Aussehen annehmen können. Darauf beruht die Einteilung des Stratum proprium in drei Schichten: in das oberflächliche Stratum cellu-

lare, granulosum, in das mittlere Stratum reticulare und in das die tiefste Lage bildende Stratum fibrillare, welche Schichten jedoch ohne scharfe Grenzen ineinander übergehen . . . .

Die Drüsen der Uterusschleimhaut stellen entweder lange, schlauchförmige Drüsen (Uterindrüsen, lange Uterindrüsen) oder kurze Säckchen (Krypten, kurze Uterindrüsen) dar. Die ersteren finden wir bei allen Haustieren; sie erscheinen bei Pferd und Katze meist einfach, bei den anderen Tieren ästig, verlaufen geschlängelt und ballen sich in der Nähe der Muscularis oft zu einem Knäuel zusammen; mitunter ragt ihr blindes Ende bis in die Muscularis hinein. Sie besitzen dasselbe Epithel wie die Schleimhautoberfläche, und wie dort fehlt auch bei ihnen die Basalmembran. Dagegen sind die Drüsen von einem zarten, viele Gefässchen enthaltenden Netzwerk des Propriagewebes umsponnen.

Zwischen den langen kommen bei den Carnivoren auch kurze Uterindrüsen, Krypten, vor. Sie sind nur 0,1—0,2 mm lang und stellen ei- oder birnförmige Säckchen und Grübchen dar, die sonst ebenso gebaut sind wie die langen Drüsen. Man trifft die Krypten aber nur zu bestimmten Jahreszeiten (den Brunstzeiten) an; zu anderen Zeiten fehlen sie."

Es wird also hier darauf hingewiesen, dass die Krypten nur zur Brunstzeit (Strahl) vorkommen und dass die Flimmerhaare zu gewissen Zeiten am Oberflächenepithel fehlen; von anderen Veränderungen wird nichts gesagt.

Bei dieser Gelegenheit darf auch die Arbeit von Beiling nicht vergessen werden. Obwohl sich dieser Autor hauptsächlich mit dem Aufbaue des muskulösen Anteiles des Uterus befasst, so enthält seine Publikation doch auch einige eingehende Detailstudien über das Endometrium. Diese Arbeit interessiert um so mehr, als Beiling die Literatur bis zum Jahre 1906 berücksichtigt hat. Dass die Uterindrüsen nicht

zu jeder Zeit dasselbe Verhalten zeigen, ist Beiling bekannt, denn er sagt: „Nach meinen Untersuchungen zeigen die Uterindrüsen in den verschiedenen Altersstadien und Funktionszuständen unterschiedliches Verhalten. Hierauf einzugehen, muss ich mir versagen." Im übrigen spricht sich dieser Autor dahin aus: „Die Uterindrüsen repräsentieren sich als Röhren, welche von hohen schmalen Zellen gebildet werden. Diese Zellen besitzen grosse rundliche oder ovale Kerne, welche meist im unteren Teil der Zelle ihren Platz haben. Der Leib der Zellen, das Protoplasma, erscheint fein gekörnt. Dass die Drüsenzellen Wimpern tragen, ist nach dem oben Mitgeteilten sehr zweifelhaft, abgesehen von der Überlegung, dass die Cilien physiologisch an den Drüsen keinen richtigen Zweck erkennen lassen. Man könnte allenfalls daran denken, dass die Cilien Organe darstellten, welche dem Secret der Zelle als Leitorgan dienten. Es ist jedoch sehr zweifelhaft, ob den Uterindrüsen eine secretorische Funktion überhaupt zukommt. Zur Entleerung etwa vorhandener Flüssigkeiten aus den Drüsenröhren dienen übrigens Muskelstränge, die zwischen den einzelnen Drüsenschläuchen bezw. an denselben emporsteigen. An den Uterindrüsen kann man keine scharfe Scheidung der Schläuche in Ausführungsgang und in Endstücke oder Drüsenkörper machen; das diese Drüsenschläuche auskleidende Epithel ist vielmehr von oben bis unten ganz dasselbe."

Das Bezweifeln der Drüsensecretion allein beweist, dass die eigentlichen cyklischen Veränderungen am Hundeendometrium Beiling noch unbekannt sind.

Marshall und Jolly sprechen jedoch von einem Cyclus. Die beiden Autoren sagen: „Für die Beschreibung der Veränderungen, welche der nicht trächtige Uterus der Hündin durchmacht, teilen wir den „oestrous cycle" in die 4 folgenden Perioden:

1. Ruheperiode — Anoestrum,
2. Periode der Vergrösserung und Congestion — Prooestrum,
3. Periode der Zerstörung (destruction) — Prooestrum,
4. Periode der Regeneration — Oestrous, Metoestrum.“

Marshall und Jolly haben also ihre Befunde mit dem Oestrous cycle [1]) nach Heape in Parallele gestellt.

Auf die von den beiden Autoren vertretenen Anschauungen muss an anderer Stelle noch zurückgegriffen werden, weshalb ich an dieser Stelle von der Citierung weiterer Details absehe. Doch muss ich jetzt schon hervorheben, dass ich nur das tatsächliche Bestehen der beiden ersten Perioden der von Marshall und Jolly gegebenen Einteilung bestätigen kann. Die Existenz der anderen beiden Perioden, nämlich der Zerstörung (Schleimhautabstossung) und der Regeneration als solche, wie sie in der näheren Beschreibung präzisiert werden, kann ich auf Grund der von mir gemachten Befunde nicht anerkennen. Das Warum wird noch Gegenstand späterer Ausführungen sein. Tatsache ist, dass diese beiden Autoren die cyklischen Veränderungen, wie sie sich in Wirklichkeit abspielen, nicht kennen, sonst würden sie die nach der Brunst eintretenden, sehr charakteristischen Stadien nicht übersehen haben.

[1]) Das Wesen des Heapeschen Cyclus ist kurz folgendes: Bei den Säugetieren finden an den Geschlechtsorganen periodische Veränderungen statt. Im Mittelpunkte derselben steht der Oestrous, die Periode des geschlechtlichen Verlangens von seiten des Weibchens. Das vorangehende, vorbereitende Stadium nennt Heape Prooestrum. Kommt keine Befruchtung zustande, so folgt dem Oestrous das Metoestrum, in welcher Periode „die Tätigkeit der Geschlechtsorgane allmählich nachlässt.“ Ein Tier, bei dem ein Ruhestadium, Anoestrum, eintritt, bevor es zu einem neuen Prooestrum kommt, wird als „monoestrisch“ bezeichnet. Fehlt das Ruhestadium, so spricht man von einem Polyoestrous.

Die Ergebnisse meiner eigenen Untersuchungen führen zur Unterscheidung folgender Phasen in dem Veränderungscyklus des Endometriums bei der Hündin:

1. Brunst,
2. Stadium der Drüsenhyperplasie,
3. Stadium der Rückbildung,
4. Ruhestadium.

Jedes dieser 4 Stadien zeichnet sich durch ein verschiedenes Verhalten des Oberflächenepithels, der Uterindrüsen und des Stromas der Mucosa aus. Es sind dies so charakteristische Merkmale, dass, wie die specielle Beschreibung derselben lehren wird, jedes einzelne dieser Stadien mit grosser Sicherheit erkannt werden kann.

Material und Untersuchungsmethoden.

Das zur Untersuchung gelangte Material ist zweifacher Herkunft; es wurde einerseits von Kadavern, andererseits direkt vom lebenden Tier entnommen. Da die hiesige Schule eine Station zur Vertilgung von Hunden besitzt, so stehen wohl reichlich Kadaver zur Verfügung. Nichtsdestoweniger war die Beschaffung von brauchbarem Material nicht allzu leicht. Viele von den vertilgten Hündinnen besassen wegen zu hohen Alters ein degeneriertes Endometrium, andere wieder waren gravid oder puerperal, und so bedurfte es mehrerer hundert Sektionen, um etwa 50—60 verwertbare Präparate zu bekommen. Abgesehen von anderen Nachteilen, die dem Kadavermaterial anhaften, erfuhr der Wert desselben dadurch eine Beschränkung, dass niemals, ausgenommen einige wenige Fälle von Brunst,

Vorberichte in bezug auf den Funktionszustand des Uterus der zur Sektion gelangten Tiere vorlagen. Hierüber gab aber das Ovarium bis zu einem gewissen Grade guten Aufschluss, welcher vor allem für die gröbere Orientierung vollauf genügt. Weil beim Hunde von einer Ovulation zur anderen ungefähr $^1/_2$ Jahr vergeht, so erfolgt eine weitgehende Rückbildung des Corpus luteum, bis es wieder zum Follikelsprunge kommt, so dass ein Corpus luteum von der letzten Brunst nicht leicht mit einem aus einer früheren Periode entstammenden verwechselt werden kann. Die Funktionsphase des betreffenden Ovariums konnte deshalb natürlich auch in entsprechend weiten Grenzen schon auf Grund des makroskopischen Befundes soweit festgestellt werden, dass eine Vergleichsgrundlage für die Untersuchung am Endometrium gegeben war. Bei vorgeschrittener Rückbildung des Corpus luteum liess dieses Verfahren freilich im Stich, wenigstens ist die Gefahr von Irrtümern schon ziemlich gross; die Zeit der eintretenden Brunst und die darauf folgenden Phasen, welche gerade für diese Untersuchung am wichtigsten waren, konnten jedoch genügend gut präzisiert werden.

Auf Grund der äusseren Befunde und jener am Ovar legte ich mir für die Einteilung des Materials folgende Altersscala zurecht:

1. Das Ovar besitzt grosse, ausgebildete Graafsche Follikel; äussere Brunsterscheinungen fehlen.

2. Am Ovar derselbe Befund wie bei 1; äussere Brunsterscheinung (Blutung) vorhanden.

3. Von den Follikeln sind einzelne oder schon alle geplatzt; blutiger Erguss in die Höhle der geplatzten Follikel und in die Eierstockstasche; die äusseren Brunsterscheinungen noch ausgesprochen erkennbar.

4. Die Rupturstelle deutlich an der Narbe erkenntlich, eventuell überhaupt noch nicht geschlossen; das Corpus bildet

nur eine 1—2 mm dicke Wand; äussere Brunsterscheinungen im Abklingen.

5. Das Corpus luteum stellt ein stark vorspringendes, selbst bei kleinen Hunden weit über erbsengrosses, kugeliges Gebilde vor, das bläulichrot schimmert und beim Durchschneiden sich durch seine Saftigkeit und blaurote Farbe auszeichnet. Im Inneren ist meist noch ein kleiner Hohlraum vorhanden.

6. Das Corpus luteum ist kompakt und besitzt eine graurote oder gelbrote Farbe auf der Schnittfläche.

7. Das Corpus luteum hat höchstens die Grösse einer Erbse, prominiert nur wenig und zeigt an der Schnittfläche einen verschiedenen Grad von Gelbfärbung. Einer Verwechslung in diesem letzten Falle mit einem Corpus luteum post graviditatem konnte mit ziemlicher Sicherheit durch den Befund am Endometrium vorgebeugt werden, weil am gravid gewesenen Uterus sich die Pigmentzonen wie bekannt bis zur nächsten Brunst erhalten.

Diese Einteilung war in erster Linie für die gröbere Orientierung bestimmt, wie das Kadavermaterial hauptsächlich für diesen Zweck gedacht war.

Gegen dieses Material können aber noch die mannigfachsten Einwände erhoben werden. Die Tiere, von welchen die einzelnen Präparate stammen, differieren ausserordentlich im Alter, in der Rasse und in der Grösse. Für genaue vergleichende Untersuchungen, vor allem Messungen, fehlten also die Vorbedingungen. Im gleichen Sinne wurden die mikroskopischen Bilder auch durch eventuell vorhandene Residuen von stattgehabten Graviditäten beeinträchtigt und schliesslich darf nicht unerwähnt bleiben, dass bei mehreren Präparaten, während und kurz nach der Brunst entnommen, Sperma im Uterus nachweisbar war.

Aus all diesen Gründen und vor allem auch, um für die Zeiträume, in welchen sich die physiologischen Veränderungen

am Endometrium abspielen, wenigstens einige annähernde zahlenmässige Werte zu finden, war es notwendig, einen anderen Weg der Materialsbeschaffung einzuschlagen. Das hierzu gewählte Verfahren ist nicht nur darnach angetan, alle oben genannten Einwände zu entkräften, sondern sogar individuelle Schwankungen auszuschliessen. Es wurde an ein und demselben Tiere, dessen Lebensgeschichte soweit wie notwendig bekannt war, in bestimmten Zeiträumen die Laparotomie ausgeführt und dabei jedesmal ein Stückchen Uterus excidiert und der Untersuchung zugeführt. Dieses Verfahren wurde an vier Versuchshunden durchgeführt und es sollen gleich an dieser Stelle die näheren Daten hierüber mitgeteilt werden.

1. Versuchshund A, Foxterrier, ungefähr 3 Jahre alt, hat am 20. Oktober 1907 zum letztenmal geboren und war seit dieser Zeit in Beobachtung. Operiert am 16. XII. 07, 9. I. und 31. I. 08. Das Tier zeigte am 23. III. die ersten Erscheinungen der wieder eintretenden Brunst und wurde am 28. III., 23. IV. und 14. V. 08 abermals operiert. Die Präparate, die durch die ersten drei Operationen erhalten wurden, betreffen die letzten Stadien der Rückbildung des Uterus post partum, interessieren also für die vorliegende Arbeit erst in zweiter Linie.

2. Versuchshund B, Spitz, 2—3 Jahre alt, stand vor der Operation über $^1/_2$ Jahr lang in Beobachtung. Am 20. V. 08 wurde deutliche Brunstblutung wahrgenommen. Das Tier wurde am 21. V., 20. VI., 9. VII. 08 operiert und am 7. VIII. vertilgt. Im ganzen wurden also von dem Tiere vier Präparate entnommen. Ein Ovar wurde bei der ersten Operation, das zweite nach dem Tode der Untersuchung zugeführt.

3. Versuchshund C, Boxer, 2 Jahre alt, hat noch nie geboren und war 10 Wochen vor der ersten Operation brünstig; diese erfolgte am 23. V. 08. Das Tier wurde noch ein zweitesmal am 25. VI. operiert.

4. Versuchshund D, Bullterrier, zum erstenmal mit $^3/_4$

Jahren am 28. III. 08, zum zweitenmal am 29. IV. am noch infantilen Uterus operiert. Die dritte Operation erfolgte am 20. VI. 08 während der ersten Brunst (Stadium der Blutung). Weiters wurden noch am 1. VII. und 10. VII. auf operativem Wege Präparate entnommen, das letzte nach dem Tode des Tieres am 20. VII. Im ganzen lieferte also dieses Tier sechs Präparate aus verschiedenen Zeiten.

Ausser von diesen vier Hunden wurde wohl noch von zwei Hunden durch Operation lebensfrisches Material gewonnen. Von dem einen lagen keine Vorberichte vor und der andere wurde zur erhofften Zeit nicht brünstig. Die Präparate von diesen Tieren besitzen deshalb nur untergeordneten Wert.

Die den Versuchshunden beigegebenen Buchstaben mögen in der Folge zum Signalement dieser Tiere dienen. Die Operationen zur Materialsgewinnung wurden in der Art ausgeführt, dass die Excisionen immer am Tubarende eines Uterushornes begonnen wurden. Bei jeder nächstfolgenden Operation wurde ein dem vorher entnommenen angrenzendes Stück excidiert. Erst wenn auf diese Weise ein Horn ratenweise vollständig reseziert war, wurde derselbe Vorgang am anderen wiederholt.

Wenn das auf solchem Wege gewonnene Material für die Untersuchungen und die sich darauf gründenden Schlüsse einwandsfrei erscheinen soll, so müssen zwei Voraussetzungen zutreffen. Es muss nämlich die Gewähr dafür bestehen, dass sich einerseits die Umwandlungen am Endometrium am ganzen Organ gleichzeitig und gleichartig abwickeln und andererseits, dass durch den Einfluss der Operation nicht Kunstprodukte erzeugt werden, die für normale physiologische Veränderungen ausgegeben werden könnten. Das tatsächliche Zurechtbestehen der ersten Voraussetzung konnte durch wiederholt vorgenommene Untersuchungen von Präparaten aus verschiedenen Partien des Uterus festgestellt werden. Die mikroskopischen Befunde waren entweder vollständig übereinstimmend oder es

bestand nur ein ganz geringer Phasenunterschied, so gering, dass er für die vorliegende Arbeit nicht in Betracht kommt. Um auch möglichst den Einfluss der Operation auf das Endometrium auszuschalten, wurden bei der Excision grössere mesometrale Gefässe sorgfältig geschont und an dem zurückbleibenden Uterusanteil nur soviel ligiert und genäht, als zur Versorgung der Operationswunde unumgänglich notwendig war; das Uteruscavum wurde gewöhnlich nur mit einer einfachen, um das Organ von aussen herumgelegten Catgutligatur verschlossen. Von den zur Untersuchung entnommenen Stückchen wurde stets die etwa von einer früheren Operation bestehende Narbe vollständig entfernt. Für die Beurteilung, ob nun die erwähnte zweite Voraussetzung wirklich zutrifft, ist die Kontrolle mit dem Kadavermaterial von höchstem Werte. Der auf Grund des letzteren gefundene Cyklus der endometralen Veränderungen wurde in eben derselben Weise auch auf dem experimentellen Wege an den Versuchstieren wiedergefunden. Diese Übereinstimmung erstreckt sich aber nicht bloss auf die gröberen Verhältnisse in den einzelnen Stadien, es stehen auch weitgehende Details miteinander in bestem Einklange. Das auf diesen zwei verschiedenen Wegen beschaffte Material ergibt also Befunde, die sich in ihrer Richtigkeit gegenseitig bestätigen und ergänzen.

Für die vergleichenden Untersuchungen waren in erster Linie gute Übersichtsbilder notwendig, welche die natürlichen Lagerungsverhältnisse an den Drüsen möglichst getreu zur Anschauung bringen. Diese Forderung schien mir am besten erfüllt zu sein an Querschnitten des Organes. Zu diesem Zwecke wurden stets grössere Uterusstücke eingelegt und erst nach erfolgter Fixierung wurden die mittleren Anteile der weiteren Verarbeitung zugeführt. Schneidet man nämlich das noch frische Material in kleinere Stücke, so rollt sich die Schleimhaut besonders am noch lebenswarmen Objekt über die Schnittfläche

vor, wobei die Uterindrüsen Abänderungen von ihrem ursprünglichen Verlaufe und in ihrer Form erfahren. Ein gleicher Effekt kommt zustande, wenn man den Uterus der Länge nach aufschneidet und die Uteruswand ausbreitet. Die Faltenbildung am Endometrium bei unverletztem Uterus steht nämlich in einer gewissen Beziehung zur Entwicklung und Anordnung der Uterindrüsen. Mit dem Ausgleichen dieser Falten ändert sich die Lage der Drüsen zueinander und ihre Gestalt wird insoferne beeinträchtigt, als sich ursprünglich gestreckt verlaufende Drüsenanteile in Windungen legen und andererseits wieder Windungen gestreckt werden. Das Ausspannen der Schleimhaut bedingt aber auch Formveränderungen an den epithelialen Elementen, die sich hauptsächlich am Oberflächenepithel durch Flacherwerden der Zellen bemerkbar machen.

Da bekanntlich die diversen Gewebsarten in verschiedenem Grade auf die Einwirkung vieler Fixierungsmittel mit Volumsverminderung reagieren, so können auch bei der Fixierung nicht unbedeutende Änderungen selbst gröberer Strukturverhältnisse gegenüber den natürlichen Verhältnissen resultieren. Als ein von solchen unerwünschten Eigenschaften ziemlich freies Mittel hat sich wässerige 4 % Formalinlösung erwiesen. Sie wurde als Universalfixierungsflüssigkeit mit bestem Erfolge verwendet, auch an dem gegen viele Mittel sehr empfindlichen brünstigen Endometrium. Leider eignet sich diese Fixierung nicht für alle Zwecke, vor allem nicht für gewisse specifische Färbungen, weshalb noch ausserdem Formol-Alkohol (nach Schaffer), Flemmingsche Lösung und Alcohol absolutus als Fixierungsflüssigkeit zur Anwendung gelangte. Die Einbettung des Materiales erfolgte ausschliesslich in Celloidin, welches den gestellten Anforderungen vollauf genügte. Von den Färbemethoden wurde vornehmlich die Doppelfärbung mit Hämalaun und Eosin angewendet, daneben kamen für specielle Untersuchungen in Betracht: Delafield, Mucihämatein, poly-

chromes Methylenblau, van Gieson, Mallory und Pyronin-Methylgrünmischung.

Brunst.

Die Brunst der Hündin erstreckt sich gewöhnlich auf einen Zeitraum von 9—14 Tagen und lässt unschwer zwei Phasen erkennen. Die erste derselben charakterisiert sich durch einen blutigen Ausfluss aus den angeschwollenen äusseren Genitalien, welcher in der zweiten Phase eine schleimige Beschaffenheit annimmt. Auch der Sektionsbefund spricht für eine derartige Einteilung. Bei Tieren, welche zu Beginn der Brunst zur Sektion gelangten, befand sich der Uterus im Zustande der Congestion. Die Graafschen Follikel am Ovarium waren noch intakt. Diese findet man erst gegen das Ende der Brunst, also in der zweiten Phase, in welcher am Uterus die Blutfülle bereits abnimmt, geplatzt vor. In dieser Hinsicht interessiert die von Züchtern vielfach ausgesprochene Behauptung, dass die Hündin am besten am neunten Tage nach Eintritt der ersten Brunsterscheinungen zu befruchten sei, wie es ja überhaupt eigentümlich ist, dass die Hündin in der Regel das männliche Tier erst gegen das Ende der Brunst zulässt, eine Erscheinung, deren physiologische Begründung jedenfalls mit der erst zu dieser Zeit erfolgenden Ovulation zusammenhängen dürfte. Der Geschlechtstrakt der brünstigen Hündin zeichnet sich aus durch ein sehr starkes Hervortreten der Gegend des Orificium externum, weil diese Partie, die sonst die Gebärmutterhörner nur wenig an Dicke übertrifft, zu dieser Zeit auffallend angeschwollen ist. Die Uterushörner lassen sich am ausgeschnittenen Organ vollkommen gerade ausstrecken, so dass ihre Längsachse in keiner Weise von der Geraden abweicht. An der Oberfläche zeigt die Serosa lebhaften, gleichmässigen Glanz. Sie ist glatt und zeigt keine oder nur wenig ausgeprägte,

undeutliche Längsrillen in der Nähe des Corpus und neben dem Mesometralansatze. Die Blutgefässe sind stark gefüllt, das Organ fühlt sich weich an. Der Querschnitt besitzt eine nahezu drehrunde Gestalt, abgesehen von dem bei jüngeren Tieren stets gut ausgeprägten antimesometralen Winkel, welcher wie bekannt durch eine leistenartige Verstärkung der äusseren Längsmuskelschichte hervorgerufen wird. Die Dicke des Uterushornes beträgt bei mittelgrossen Hunden 6—8 mm Durchmesser. Beim Durchschneiden quillt die Schleimhaut auch am bereits ausgekühlten Organ noch ganz leicht vor. Das Uteruslumen zeigt am Querschnitte häufig die Kreuzform oder, wie Bonnet beschreibt, die Form eines H mit geknickten Schenkeln. Die Beschaffenheit des Endometriums variiert je nach der Phase der Brunst. In der ersten Zeit besitzt es eine satte dunkelrote Farbe, die aber nicht die ganze Schleimhaut in gleich tiefer Nuance betrifft; vor allem ist die Färbung gegen das Corpus zu ein wenig blässer. An dem der Länge nach aufgeschnittenen Organ lässt sich die Schleimhaut vollkommen eben ohne Spannung ausbreiten. Die Oberfläche des Endometriums zeigt einen matten, wässerigen Glanz, der nirgends in seiner Gleichartigkeit unterbrochen wird. Sie ist mit einer deutlichen Lage eines schleimartigen, stark blutig gefärbten Secretes bedeckt.

Der aus der zweiten Phase stammende Uterus zeigt äusserlich keine wesentliche Abweichung von der gegebenen Beschreibung. Das sehr succulente Endometrium ist aber im Vergleich zu jenem aus der ersten Phase etwas abgeblasst. Der Farbenton ist der einer satten Fleischfarbe. In manchen Fällen beobachtet man zu dieser Zeit schon, dass die Schleimhautoberfläche sich nicht mehr eben ausbreiten lässt; sie bildet flache, undeutliche Wellen. Der Inhalt des Uterus ist ein leicht getrübtes, schleimartiges, nicht zu dickes Secret, das makroskopisch nur mehr schwache Blutbeimengung erkennen lässt.

Die vorstehende Beschreibung bezieht sich hauptsächlich auf die Verhältnisse bei jungen Tieren. Bei alten Tieren sind die Längsrillen an den seitlich etwas abgeflachten Uterushörnern etwas stärker ausgeprägt, und an dem ausgebreiteten Organ haben die Hörner nicht selten einen streckenweise etwas geschlängelten Verlauf.

Zur Beschreibung des mikroskopischen Befundes am Oberflächen- und Drüsenepithel und des Drüsenverlaufes wähle ich als besonders charakteristisch das Präparat von Versuchshund B aus, welches aus der ersten Zeit der Brunst stammt. Die Hündin hat, wie in Kapitel „Material“ ersichtlich, am Tage vorher das erste Mal deutlich „gezeichnet“; die Follikel am Eierstock waren noch unverletzt.

Das Übersichtsbild (Taf. 17, Fig. 1) über den Querschnitt des Endometriums ist folgendes: Das Endometrium grenzt sich gegen die Muscularis mit einer nahezu kreisförmigen Linie ab. In der Mitte derselben liegt eine kreuzförmige Figur, die das Lumen darstellt und die bis zu einer gewissen Tiefe das Endometrium in vier Quadranten teilt. Sie wird von der schmalen Kryptenzone eingesäumt, deren Breite $^1/_{15}$—$^1/_{20}$ des Gesamtdurchmessers ausmacht. Die Krypten stehen häufig so dicht, dass sie nur durch ganz schmale Stromaschichten getrennt sind. Ihre grösste Tiefe beträgt ungefähr 120 μ[1]). Nicht selten sind aber kleine, erst von wenigen Zellen ausgekleidete, gerade noch als solche erkennbare Säckchen zu sehen. Sonst zeigen sie aber immer deutlich die bekannte birnförmige Gestalt mit ausgeprägtem Drüsenhals. Zwischen ihnen ziehen sich die langen Uterindrüsen in die Tiefe, die sich in der Nähe der Muscularis teilen und knäueln, wodurch an der Peripherie eine eigene Drüsenschichte zur Differenzierung gelangt, die aus den sich knäuelnden Drüsenenden gebildet wird. Sie reicht ins

---

[1]) Massangaben beziehen sich stets auf in Formol gehärtete Präparate.

Endometrium bis zu $^1/_5$ seines Durchmessers. Je näher der Peripherie, desto dichter stehen die Drüsenquerschnitte, doch nimmt das Stroma zwischen ihnen immerhin noch einen ganz ansehnlichen Platz ein; sehr selten kommen sich zwei Querschnitte so nahe, dass der schmalste Zwischenraum nur einer Epithelhöhe gleichkommt. Zwischen dieser eben beschriebenen Zone und der Kryptenschichte liegt eine an Drüsenbildern verhältnismässig ärmere Zone. Sie wird durchzogen von den oberflächlichen Anteilen der langen Drüsen. An geeignet getroffenen Schnitten sieht man, dass diese Drüsenpartien einen sehr schön gestreckten Verlauf haben, welcher ungefähr parallel ist mit dem mittleren Radius der oben genannten Quadranten, in welchen sie liegen. Es ist dies jener Radius, welcher von der höchsten Höhe der ins Lumen vorspringenden Falte zur Peripherie gezogen werden kann. Die Oberfläche der Schleimhaut ist mit einer einfachen Epithelschicht (Taf. 19, Fig. 10) überdeckt, die an keiner Stelle eine Unterbrechung zeigt. Sie besteht aus dicht gedrängten cylindrischen Zellen, deren Höhe ungefähr 12—15 μ beträgt. Die central gelegenen Kerne messen durchschnittlich 7 μ im Höhen- und 5 μ im Breitendurchmesser und stehen in einer annähernd gleichmässigen Reihe so dicht gedrängt, dass sich ihre Ränder selbst in 5 μ dicken Schnitten noch vielfach decken. Abgesehen von ganz geringen Unterschieden in der Grösse des Kernes sind die Zellen des Oberflächenepithels durchgehends vollständig gleichartig beschaffen. Nirgends finden sich schmälere oder intensiver gefärbte Zellen.

Das Epithel der Krypten unterscheidet sich am Hals kaum vom Oberflächenepithel, wird aber bei den schon tiefer ausgebildeten Krypten in raschem Übergange gegen den Grund der Krypte immer höher bis zur Höhe von 23—26 μ. Die Kerne dieser hohen Zellen messen 5—6 μ in der Breite und 11 μ in der Höhe und stehen knapp aneinander gedrängt nahe

Fig. 10.



Fig. 11.



Fig. 12.



Fig. 13.



Fig. 14.

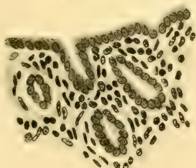


Fig. 13a.



Keller. Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden. Lichtdruck v. C. G. Röder, G. m. b. H., Leipzig

der Zellbasis, doch nicht in ganz gleicher Höhe. Gleiche Zellen bilden noch die Auskleidung der tiefen Uterindrüsen; sie sind nur in der tiefen Knäuelschichte etwas niedriger, ihre Höhe beträgt bloss 18—23 μ. Dementsprechend sind auch die Kerne etwas kleiner. Der dem Drüsenlumen anliegende, scharf begrenzte Protoplasmasaum der Zellen hat eine überaus feine, schaumartige Struktur und lässt die Zellgrenze ziemlich deutlich erkennen. Sehr bemerkenswert ist die Differenz in der Färbbarkeit der Kerne des Oberflächenepithels und jener des Drüsenepithels. Die ersteren färben sich mit Hämalaun ziemlich tief blau, während letztere nur einen bei weitem schwächeren Farbenton annehmen. Neben den beschriebenen Zellen findet man vereinzelt im Epithel der Krypten und des oberflächlichen Anteiles der langen Drüsen sehr schmale, schlanke Zellen mit intensiv gefärbtem Protoplasma und gestrecktem, stäbchenförmigen Kern. Es sind die von anderer Seite schon des öfteren erwähnten Stiftchenzellen (Kompressionsformen nach Bonnet). Auffallend in diesem Präparate ist das Vorhandensein von verhältnismässig zahlreichen Mitosen. Sie finden sich am häufigsten im Epithel des Kryptenhalses, aber auch in den tiefen Uterindrüsen sind sie nicht selten; sehr vereinzelt findet man sie auch im Oberflächenepithel. Im Lumen der Drüsen lässt sich kein wie immer geartetes Secret nachweisen.

Das Stroma der Mucosa ist charakterisiert durch die Gleichartigkeit seiner zelligen und faserigen Struktur in allen Schichten des Endometriums, so dass eine Unterscheidung in ein Stratum cellulare, Stratum reticulare, Stratum fibrillare (nach Ellenberger) nicht gut möglich ist. Die verhältnismässig protoplasmareichen Stromazellen bilden mit ihren zusammenhängenden Ausläufern ein überall gleichmässig lockeres Maschwerk. Die Kerne dieser Zellen ähneln in ihrem Tinctionsgrade sehr jenen der Drüsenepithelien. Obwohl in der Grösse

ein wenig variierend, besitzen sie überall im ganzen Stroma dieselbe ellipsoide Gestalt. Nur knapp den Drüsenschläuchen anliegend findet man vereinzelt schlanke Kernbilder. Die Gleichmässigkeit, mit welcher die Kerne über das ganze Stroma verteilt erscheinen, verleiht dem brünstigen Endometrium ein besonders specifisches Gepräge. Neben dem Reticulum, das von den Zellen gebildet wird, lässt sich mit geeigneten Methoden (van Gieson, Mallory) ein reichhaltiges Geflecht von welligen Bindegewebsfibrillen zur Darstellung bringen, die im innigsten Kontakt mit den Stromazellen stehen. Der Grundzug ihres Gefüges ist ebenfalls eine nicht zu verkennbare Gleichmässigkeit in ihrer Verteilung; nirgends treten sie zu stärkeren Bündeln zusammen. Sie liegen nur ein wenig dichter angeordnet um die Drüsenknäuel an der Peripherie des Endometriums. Im Stroma finden sich vereinzelt verschiedene Formen von Leukocyten und hie und da auch Mastzellen. Die ersteren sieht man, wenn auch recht selten, im Drüsen- und Oberflächenepithel. Erwähnenswert sind noch sehr spärlich beobachtete Mitosen an Stromazellen.

Diese Beschreibung passt sehr getreu auch auf die anderen aus dieser Brunstphase zur Verfügung stehenden Präparate, vor allem auch für Versuchshund D (Taf. 18, Fig. 6). Kleine Unterschiede ergeben sich wohl am Oberflächenepithel insofern, als in manchen Präparaten die Kerne daselbst so dicht stehen, dass es zur Ausbildung von Druckflächen kommt. Ebenso erreichen die Drüsenzellen nicht immer ganz die angegebenen Masse, und es ist auch manchmal die Kryptenschichte schon vollkommener entwickelt. Auch sind in den anderen Präparaten Mitosen viel seltener zu finden.

Zur Beschreibung der Verhältnisse an den Capillaren eignen sich die Präparate von Versuchshund B und D nicht, weil sie durch Excision vom lebenden Tier gewonnen wurden, wobei wegen Abflusses des Blutes der richtige Füllungs-

zustand der Gefässe verloren ging. Nichtsdestoweniger finden sich im Stroma der Kryptenschichte stellenweise Blutungen. Weil aber das Entstehen derselben immerhin mit der Operation in Zusammenhang gebracht werden kann, möge ein anderes Präparat diese Verhältnisse illustrieren, das von einem frisch getöteten Tiere im selben Stadium gewonnen wurde.

Es zeigt folgende Verhältnisse: Die Blutgefässstämmchen steigen aus der Schichte der Drüsenknäuel in einer den gestreckt verlaufenden Drüsenschlauchpartien parallelen Richtung gegen die Oberfläche, wo sie sich in ein dichtes Capillarnetz auflösen, das mit seinen strotzend gefüllten Schlingen die Krypten umspinnt. Viele dieser Capillarschlingen sind geborsten, so dass die Kryptenzone auf grössere Strecken von Blutungen durchsetzt ist. Ablösungen der Epitheldecke von ihrer Basis durch grössere zusammenhängende Blutmassen, sowie epitheliale Defekte sind nicht nachweisbar.

Aus der zweiten Phase der Brunst liegen sechs Präparate von frischen Kadavern vor. Die Mehrzahl der Hündinnen, von welchen sie stammen, hatte bereits zugelassen, wie die Anwesenheit von Sperma im Uterus ergab. An den Ovarien waren stets mehrere frisch geplatzte Follikel zu finden. Die mikroskopischen Bilder sind ausserordentlich übereinstimmend. Zur Grundlage für die specielle Beschreibung dient mir ein Präparat von einer dreijährigen, mittelgrossen, nicht belegten Bastardhündin. Das Oberflächenepithel ist höher wie zur Zeit der Blutung; es misst 16—19 μ. Die Kerne daselbst sind im Vergleich zum erstbeschriebenen Präparat grösser; sie messen bis zu 9 μ im Höhendurchmesser und haben an Tinctionsfähigkeit etwas eingebüsst. Sie unterscheiden sich in keiner Weise von jenen in dem hohen Epithel der Krypten und Drüsen. Mitosen finden sich in diesem Präparate in allen Teilen der Krypten und Drüsenepithelien, doch nur sehr vereinzelt. Nicht allzu selten findet man zwischen

den protoplasmareichen Zellen des Oberflächenepithels die bereits erwähnten Stiftchenzellen mit ihren schmalen, intensiv gefärbten Kernen. Diese sind auch vereinzelt in den Krypten anzutreffen, deren Epithel wie das in den Drüsen sich von jenem der früheren Phase bis auf geringe Grössenunterschiede kaum unterscheidet. Die Krypten bilden eine ziemlich dicht geschlossene Reihe und zeigen in bezug auf ihre Tiefe eine grosse Ausgeglichenheit; sie messen in dieser Richtung ungefähr 300 μ. Die in die Tiefe ziehenden, oberflächlichen Drüsenanteile verlaufen nicht mehr gestreckt, sondern in leichten Windungen. Im Lumen der Krypten wie der Drüsen findet sich ein feinflockiges, mit Eosin gefärbtes Secret. Das Stroma der Schleimhaut ist in hohem Masse besonders in der Zone der Krypten und der knapp darunterliegenden Partie aufgelockert, was in den besonders weiten Maschen des Bindegewebes zum Ausdruck kommt. Auf die gleiche Ursache sind kleine Abhebungen des Drüsenepithels von seiner Basis am Stroma, jedoch ohne Zusammenhangstrennungen der Epithelzellen untereinander, zurückzuführen, welche durch die Einwirkung des Fixierungsmittels auf dieses so reichlich durchfeuchtete Stromagewebe hervorgerufen wurden. Diese Wirkung kann in manchen Fällen noch mit einer Kontraktion der das Endometrium aussen umschliessenden Muscularis verbunden sein, so dass auf erstere ein Druck ausgeübt wird, welcher imstande ist, Krypten in toto und grössere Partien von Drüsenschläuchen aus der lockeren Schleimhaut auszupressen. Man findet dann, wie einige meiner Präparate (nicht das zur Beschreibung gewählte) demonstrieren, im Uteruslumen grössere Mengen von zusammenhängenden schlauchförmigen Epithelmassen. Die Capillaren sind nur mittelmässig stark mit Blut gefüllt. Nach Blutungen im Stroma sucht man in dieser Brunstphase vergeblich; hingegen sind Residuen von solchen nachweisbar in Form von hellbraunen Pigmentschollen, die in sehr

grossen Zellen eingeschlossen zu finden sind. Anschliessend an diese Beschreibung sollen die Brunsterscheinungen nunmehr noch im Zusammenhange besprochen werden.

Mit dem Herannahen der Brunst tritt die Uterinschleimhaut in eine Periode des Wachstums und der Turgescenz (Period of growth and congestion nach Marshall und Jolly), was sowohl in dem morphologischen Verhalten des Stromas wie der epithelialen Elemente zum Ausdrucke kommt. Die Hyperämie und die Durchsaftung des Bindegewebes erreicht mit der Brunst den Höhepunkt, nicht aber das Drüsenwachstum. Erst in der der Brunst folgenden Periode erlangen die Drüsen den höchsten Grad ihrer Entwicklung, zu welcher Zeit auch erst die Epithelien ihr Grössenwachstum vollenden. Ein sehr charakteristisches Gepräge erhält der brünstige Uterus durch die in diesem Funktionsstadium besonders augenfällige Entwickelung der Kryptenzone. Das Vorhandensein der Krypten an und für sich ist durchaus nicht bezeichnend für die Brunst, da sie, wie in meinen späteren Ausführungen dargetan wird, auch zu anderen Zeiten vorkommen, jedoch nie in der deutlichen birnförmigen Form, der Tiefe und der Dichte der Anordnung, sowie mit den sonstigen Besonderheiten, wie sie früher als für die Brunst charakteristisch beschrieben wurden. Die Äusserung Beilings: „Bei den Carnivoren kommt zu gewissen Zeiten, nach Strahl zur Zeit der Brunst, noch eine Art Drüsen vor, die sogenannten Krypten,“ könnte leicht zu Missverständnissen Anlass geben in dem Sinne, dass die Krypten nur der Brunst eigen wären. Um in dieser Richtung Klarheit zu schaffen, referiere ich Strahls diesbezügliche Ausführungen:

An einem Hundeuterus, $1/4$ Jahr post partum, konstatiert Strahl das Fehlen der Krypten sowohl an den Placentarstellen wie zwischen denselben.

Bei einer Hündin, die $^1/_2$ Jahr nach dem Wurfe getötet wurde, findet er neben langen Uterindrüsen auch die kurzen in erheblicher Zahl vor und gibt der Meinung Ausdruck, „dass die Erscheinung bereits wieder mit einer beginnenden Brunst zusammenhängt."

Weil Strahl bei einer etwa einjährigen, noch nie brünstig gewesenen Hündin nur einzelne Krypten nachweisen kann, so schliesst er auf die Wahrscheinlichkeit einer ziemlich allmählichen Entwicklung derselben.

Schliesslich findet Strahl bei einer nicht belegten Hündin 5 Wochen nach der Brunst die Krypten im Uterus und äussert sich über diese seine Befunde zusammenfassend: „Die Reihenfolge der oben beschriebenen Präparate würde sich am ungezwungensten so erklären lassen, dass man annimmt, die Krypten bilden sich vor der ersten Brunst, sind nach dem Wurf zeitweilig nicht vorhanden, um sich dann bis zur nächsten Brunst allmählich wieder auszubilden." Meine oben aufgestellte Behauptung, dass die Krypten an sich nicht das Kriterium der Brunst darstellen, steht also mit den Befunden Strahls vollkommen im Einklange. Wenn Strahl und auch andere Autoren Brunst und Krypten immer gegenüberstellen, so hat dies eben seinen Grund in der zur Zeit der Brunst so deutlichen und charakteristischen Ausbildung der Krypten und andererseits in dem Umstande, dass am Uterus post partum die Krypten verloren gehen und erst beim Herannahen der nächsten Brunst neu gebildet werden. Von dem Fehlen der Krypten am Hundeuterus nach dem Wurfe bis kurz vor Eintritt der neuen Geschlechtsperiode konnte ich mich auf Grund meiner in dieser Richtung angestellten Untersuchungen (Versuchshund A) überzeugen.

Am infantilen Uterus beginnt die Entwicklung der Krypten schon viele Wochen vor der ersten Brunst; sie hat aber, wie schon Strahl hervorhebt, einen sehr allmählichen Verlauf.

Zur Bestätigung seines Befundes führe ich an, dass sich bei Versuchshund D sechs Wochen vor der Brunst bereits deutlich ausgebildete kleine Krypten, aber nur in geringer Zahl, im Schnitte vorfinden. Bezüglich der Art und Weise, wie die Neubildung der Krypten erfolgt, gibt uns Strahl an anderer Stelle genaue Auskunft:

„Die Krypten selbst machen sich zuerst bemerkbar in einer nur bei starker Vergrösserung sichtbaren eigenartigen Stellung der Epithelzellen. Diese fangen an, sich an einzelnen Stellen der Epitheldecke zu kleinen Knospen anzuordnen, indem ein Teil der Zellen sich verlängert und mit den oberen Enden zu convergieren beginnt. Man findet diese Veränderungen vielfach und in anfänglich unregelmässiger Anordnung in dem Epithel vor, bald werden die Knospen ausgesprochener und schieben sich mit ihrem unteren Rande gegen die Bindegewebslage vor, wird das stärker, entstehen natürlich kleine Epithelzapfen, die sich dann in weiterem, auch nicht einmal übermässig starkem Wachstum zu Krypten verlängern."

Diese von Strahl beschriebenen Bilder habe ich am Uterus kurz vor und während der ersten Brunst, sowie am Uterus gefunden, der nach dem Wurfe wieder in das Stadium der Brunst trat. Hingegen war es mir wegen Mangels eines geeigneten und einwandsfreien Materials nicht möglich, Klarheit darüber zu bekommen, ob auch am Uterus, der, nachdem er in der letzten Geschlechtsperiode nicht gravid war, wieder brünstig wird, Krypten neu gebildet werden oder ob bloss beim Eintritt der Brunst die ohnehin noch vorhandenen Krypten anschwellen. Die Frage lässt sich mit Sicherheit nur in der Weise lösen, dass man (auf operativem Wege) am ruhenden Uterus das Eintreten der Brunst verfolgt. Ein von mir in dieser Richtung unternommener Versuch war nicht von Erfolg begleitet, weil bei dem dazu verwendeten Versuchstiere die Brunst zur erwarteten Zeit ausblieb.

Zu der Bildung der Krypten steht die dichte Anordnung der Zellen des Oberflächenepithels zu Beginn der Brunst in ursächlicher Beziehung. Bei vorgeschrittener Brunst, wenn die Krypten eine gewisse Tiefe erreicht haben, hat jenes Gefüge, wie aus früherem ersichtlich, bereits in seiner Dichtigkeit abgenommen. Es hat also augenscheinlich die Oberfläche zum ersten Wachstum der Krypten Material abgegeben. Das weitere Wachstum der angelegten Krypten erfolgt einerseits im Wege der Zellteilung, wie die im Kryptenepithel gefundenen Mitosen beweisen, und andererseits durch die fortschreitende Vergrösserung der einzelnen epithelialen Elemente.

Die Epithelien an den bereits angelegten Krypten des noch infantilen Uterus, sowie an jenen des sich im Ruhestadium befindenden Uterus messen nur 7—8 μ im Höhendurchmesser, welcher sich in der Brunst um das Dreifache vergrössert, wie aus den schon früher mitgeteilten Zahlen ersichtlich. Es ist soviel wie selbstverständlich, dass auch die anderen Durchmesser zunehmen, leider sind genaue Messungen in dieser Richtung nicht gut möglich. Die Verbreiterung der Kryptenwände durch das Höhenwachstum der Zellen ist jedenfalls ein Hauptgrund, dass die Krypten dicht aneinander schliessen und auf diese Weise eine so charakteristische Zone bilden.

Dieses Zellenwachstum spielt natürlich auch an den langen Uterindrüsen in bezug auf die morphologischen Verhältnisse eine grosse Rolle. Die am ruhenden, bereits brünstig gewesenen Uterus recht unscheinbaren Drüsen, deren genaue Schilderung ich in dem entsprechenden Abschnitt geben werde, kommen, ohne dass deshalb eine Vermehrung und Teilung der Drüsenschläuche notwendig wäre, in der Tiefe der Schleimhaut zu einer recht ansehnlichen Entwicklung, wie ja die Beschreibung der Präparate ergab. Die im Ruhestadium hauptsächlich mehr wellig verlaufenden Drüsenendstücke beginnen sich wegen des mit der Zellvergrösserung einhergehenden

Längenwachstums in schärfer gekrümmte Windungen zu legen, also wirklich zu knäueln. Damit geht auch eine entsprechende Erweiterung des Lumens einher. Sie macht sich häufig besonders am oberflächlichen Anteile der Drüse bemerkbar, erreicht aber bei jungen Tieren immer nur mässige Grenzen (2—3 Epithelhöhen). Auffallend ist, dass dieser letztere Teil am längsten die gestreckte Form, die ihm in der ruhenden, rückgebildeten Schleimhaut zukommt, bewahrt. Erst wenn die Brunst dem Ende zugeht, die Zellvergrösserung sich noch mehr steigert und sich sogar schon die Zellvermehrung stärker einzustellen beginnt, legt sich auch diese Drüsenpartie in Windungen. (Eine Sprossen- oder Buchtenbildung an den Drüsen- oder Kryptenwänden war niemals zu beobachten.) Es drängt sich nun unwillkürlich die Frage auf, was diese morphologischen Veränderungen an den Epithelien in physiologischer Hinsicht zu bedeuten haben.

Hitschmann und Adler beschreiben beim Weibe in der prämenstruellen Phase ein ähnliches Anschwellen der Drüsenepithelien, verbunden mit einer wesentlichen Vergrösserung der Kerne, welche dabei erst relativ, dann auch absolut an Tinctionsfähigkeit verlieren. Die beiden Autoren kommen zu dem Schlusse, „dass die protoplasmareichen Epithelzellen gegenüber jenen, die vom Kerne vollständig ausgefüllt waren, sich im Zustande der Secretanbildung befinden." Ganz dasselbe halte ich von dem kurz vor der Brunst und noch in der ersten Phase der Brunst anschwellenden Drüsenepithel bei der Hündin. Das Beweisendste für die Ansicht ist jedenfalls, dass die Secretion in der zweiten Brunstphase tatsächlich eintritt. Das Secret erscheint zu dieser Zeit im fixierten Präparate gewöhnlich in Form von feinkörnigen Flöckchen, die sich mit Eosin deutlich färben. Schleimfärbungen waren hingegen von keinem positiven Erfolge begleitet. Durch protrahierte

Färbungen mit verdünnter Delafieldscher Hämatoxylinlösung konnte wohl eine zart bläuliche Färbung an diesem Secrete erzielt werden, doch war dieser Farbenton vollkommen übereinstimmend mit jenem, welchen das Protoplasma der Bindegewebszellen annahm. Es handelte sich also augenscheinlich um eine Überfärbung. Im folgenden wird noch Gelegenheit sein, einiges über das secretorische Verhalten der Uterindrüsen und die Beschaffenheit des von ihnen gelieferten Secretes zu ergänzen. Der Zweifel, welchen Beiling ausspricht, „ob den Uterindrüsen eine secretorische Funktion überhaupt zukommt,“ erscheint aber auf Grund des bisher Mitgeteilten bereits behoben.

Ein ausserordentlich typisches Verhalten zeigt das Stroma der Schleimhaut zur Zeit der Brunst. Die Zellen sind protoplasmareicher wie zu jeder anderen Zeit und bilden in ihrer Gesamtheit ein gleichmässiges Reticulum. Die zur Zeit der Ruhe vielfach platten Kerne haben eine ellipsoide Gestalt angenommen. Das Fibrillennetz, das im Ruhestadium um die Gefässe und Drüsen dichter gruppiert ist, lockert sich zu einem das ganze Stroma sehr gleichmässig durchsetzenden Flechtwerke auf. Diese Veränderungen treten ebenfalls schon ein, bevor noch die Brunst äusserlich am Tiere erkennbar wird. Wie überaus stark das Stroma durchsaftet wird, kann man nicht selten an Präparaten aus der zweiten Brunstphase sehen. Es sind dann grössere Flächen im Stroma, die meist breit an das Oberflächenepithel grenzen, ausgefüllt mit einer homogenen, sich mit Eosin deutlich färbenden Masse, in welcher neben den blassen, in weiteren Abständen wie gewöhnlich liegenden Kernen stark konturierte, helle, ovale Flecken zu sehen sind. Das Ganze macht den Eindruck einer von Kernen und Blasen durchsetzten Gallertmasse, in welche das Bindegewebe durch Quellung in der Ödemflüssigkeit umgewandelt wurde.

Schliesslich möge an dieser Stelle noch das augenfälligste

Symptom der Brunst, nämlich die Blutung, zur Besprechung gelangen. Sie erfolgt in das Uterusstroma jedenfalls in der Weise, dass zuerst ein Blutaustritt aus den strotzend gefüllten Capillaren per diapedesin erfolgt und dass schliesslich infolge des geringen Gegendruckes von seiten der aufgelockerten Mucosa die Capillarwände bersten, die Blutung also per rhexin eintritt. Die Blutung ins Uteruscavum jedoch erfolgt meiner Ansicht nach in der Regel ohne epitheliale Defekte, vor allem ohne ausgedehntere Desquamationen. Es wurde bei der diesbezüglichen Beschreibung besonders hervorgehoben, dass trotz ausgedehnter Blutungen im Stroma die Epithellage vollkommen unverletzt war. Einige sehr kleine Defekte auf den Firsten von Schleimhautfalten wurden nur ein einzigesmal, und zwar bei Versuchshund D gefunden. Aber auch eine andere Schnittserie vom selben Präparate zeigte ein intaktes Oberflächenepithel. Diese Befunde stimmen ziemlich gut mit jenen anderer Autoren (Solowieff, Retterer, Bonnet) überein. Bonnet spricht zwar von Zusammenhangstrennungen des Oberflächenepithels bei der ersten Brunst, hebt aber ausdrücklich hervor: „Grössere Epitheldefekte sind an lebenswarm fixierten Präparaten nicht vorhanden.“ Für alle Fälle kommt tatsächlich auftretenden epithelialen Verlusten an der Oberfläche der Schleimhaut im Symptomenkomplex der Brunsterscheinungen nur eine sehr untergeordnete Bedeutung zu.

Hingegen gründen Marshall und Jolly ihre Period of destruction auf das Vorkommen einer grösseren Epithelabstossung zur Zeit der Blutung. Diese Periode ist nach Darstellung der genannten Autoren charakterisiert durch Blutaustritt aus den Gefässen und Auswanderung polymorpher Zellen. Die äussere Blutung wird kurz darauf beobachtet, nachdem ein Schleimfluss, polymorphe Zellen enthaltend, vorausgegangen ist. Damit verbunden ist eine beträchtliche Epithelentblössung. Sie reicht jedoch nur bis auf die oberste Lage

der Stromazellen. Über ihre eigenen Befunde äussern sich Marshall und Jolly folgendermassen:

„In the Sheep denudation of the epithelium is propably very rare, while its normal occurence in the Ferret must be regarded as doubful (Marshall 1903, 1904). In the Bitch our observations tend to show that it occurs to a greater or less extent in every case. Evidence of this may be found in the fact, that epithelial cells are observed lying free in the cavity of the uterus, while in some sections parts may be seen where the cells of the stroma are uncovered by a lining of epithelium."

Aber selbst auf Grund solcher Beobachtungen hin finde ich die Aufstellung einer Periode der Zerstörung (destruction) nicht berechtigt, weil es sich sogar in extremen Fällen nur um eine teilweise Desquamation des Oberflächenepithels handeln dürfte, während die übrige Schleimhaut in der Zeit der Blutung kein wesentlich anderes Bild bietet, wie kurz vor und nach dieser Zeit. Es scheint, dass die beiden Autoren in der Beurteilung der Befunde bei der Brunst sich beeinflussen liessen von Beobachtungen, wie sie beim Weibe und am Affen von verschiedenen Forschern gemacht wurden. Wenigstens deuten ihre Literaturangaben darauf hin. Eines darf aber bei dieser Gelegenheit nicht vergessen werden. Weil, wie bereits an anderer Stelle erwähnt, die epithelialen Elemente auf dem überaus durchfeuchteten Stroma locker aufsitzen und die schrumpfende Wirkung der Fixierungsmittel imstande ist, ganze Krypten und Partien von Drüsenschläuchen von ihrem Grunde zu lösen und zu exprimieren, natürlich auch das Oberflächenepithel in seinem Konnex zu schädigen, so heisst es acht haben, um nicht eine artificielle Desquamation als einen physiologischen Vorgang zu deuten.

Da ich nun auf Grund meiner eigenen Befunde eine Periode der Zerstörung im Sinne Marshalls und Jollys nicht anerkennen kann, so fällt für mich

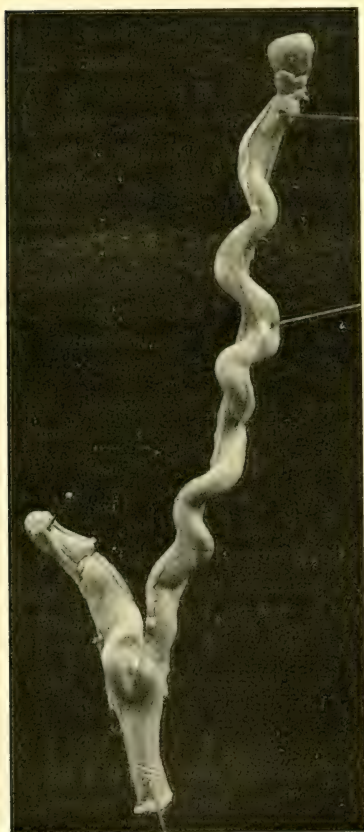
auch jeder Grund weg, eine Periode der Wiederherstellung (recuperation) anzunehmen. Immerhin mögen diesem Gegenstande noch ein paar Worte gewidmet sein. Die Genannten sagen: „The new epithelial lining first presents itself as a single layer of flathened cells. Its manner of formation is an open question.“ Wenn ein Befund so ohne jede Einschränkung ausgesprochen wird, so sollte man doch glauben, dass es auch für andere leicht ist, dasselbe Bild zu sehen. Ich habe aber am brünstigen Hundeuterus nie etwas anderes gesehen wie ein ausgesprochenes Cylinderepithel, ein Epithel, das zur Zeit der Blutung und späterhin immer noch im Wachsen begriffen ist; niemals waren Epithellagen, nicht einmal vereinzelte Zellen zu finden, die man als platt hätte bezeichnen können. Niedriges Oberflächenepithel findet sich erst wieder zur Zeit der Ruheperiode, die erst viele Wochen nach der Brunst eintritt, nachdem inzwischen die Schleimhaut eine Reihe sehr auffallender Veränderungen durchgemacht hat.

Stadium der Drüsenhyperplasie.

In diesem Stadium erreicht, wie bereits bemerkt, das zur Zeit der Brunst einsetzende Drüsenwachstum seinen Höhepunkt, was sowohl in der Länge der Drüsenschläuche, wie in der Grösse der Epithelzellen zum Ausdruck kommt. Soweit ich mich an den Versuchstieren orientieren konnte, dürfte sich dieses Stadium auf eine Zeit von ungefähr 3—4 Wochen erstrecken. Bei Versuchshund A zeigt das Endometrium 4 Wochen nach der Brunst ausgeprägte Drüsenhyperplasie, jedoch auch schon die Zeichen der beginnenden Rückbildung. Versuchshund B bietet 4 Wochen nach der Brunst (Beginn der Brunst) das ausgesprochene Bild der Hyperplasie am Endometrium.

3 Wochen später ist die Rückbildung schon ziemlich weit vorgeschritten. Bei Versuchshund D findet man an der Schleimhaut 4 Wochen nach der Brunst ebenfalls schon deutliche Zeichen der Drüseninvolution. Individuelle Verschiedenheiten scheinen jedoch nicht selten zu sein.

Das Stadium der Drüsenhyperplasie prägt sich am Uterus schon in seiner äusseren Gestalt aus: Die Uterushörner verlaufen, wie nebenstehende Abbildung zeigt, in Form von Schlangenlinien oder sie zeigen gut ausgeprägte Schraubengänge. Sie lassen sich in ausgeschnittenem Zustande nicht mehr vollständig zu einem gleichmässig dicken Strange ausstrecken; nur das antimesometrale Band erhält eine mehr oder weniger gerade Richtung. Das Auftreten der Schraubenwindungen ist darauf zurückzuführen, dass sich das infolge des Drüsenwachstums hyperplastische Schleimhautrohr in Windungen legen muss, um die von der Muscularis aufgezwungene Länge einzuhalten. Bei jungen Tieren beobachtet man wohl aber auch, dass der Muskelschlauch an der Verlängerung des Schleimhautrohres teilnimmt. Das antimesometrale Band und die am Mesometralansatze eingelagerten Muskelzüge bleiben jedoch unverändert, wodurch wieder die Krümmung der Uterushörner in einer Schlangenlinie erklärlich wird. Der uneröffnete Uterus fühlt sich derb an. Beim queren Durchschneiden quillt die Schleimhaut auch am bereits ausgekühlten Organe noch weit vor. Der Durchmesser des Querschnittes übertrifft jenen zur Zeit der Brunst nur um ein verhältnismässig Geringes. Am Ovar findet man in diesem Stadium grosse, blaurote bis graurote Corpora (lutea), die gewöhnlich einen verschieden grossen Hohlraum erkennen lassen und stark prominieren. Den Windungen und Schlängelungen entsprechend zeigt das Endometrium an dem der Länge nach eröffneten Organ quer und schief verlaufende Wülste. Die Schleimhaut ist sehr succulent und fühlt sich sammtartig an. Sie ist bedeckt mit einer leicht



Textfigur 1.

Uterus im Stadium der Drüsenhyperplasie. Das linke, vollständig erhaltene Horn zeigt eine deutlich ausgeprägte Schlängelung. Das rechte Horn ist zum grossen Teile entfernt.

getrübten Secretlage. Die Farbe der Schleimhaut ist ein helles Grauweiss, das nur einen schwachen Stich ins Fleischrote hat.

Zur Beschreibung des mikroskopischen Befundes eignet sich vor allem das erste nach der Brunst entnommene Präparat von Versuchshund D (Taf. 18, Fig. 7), welches dieses Stadium im Entstehen demonstriert. Das Oberflächenepithel ist hoch; es misst durchschnittlich 18—23 μ. Die Kerne liegen annähernd central, gewöhnlich etwas näher der Basis. Sie präsentieren sich als scharfkonturierte, ovale Scheiben mit durchschnittlichen Achsenlängen von 6 μ und 8 μ. Doch kommen daneben nicht selten schlankere Formen vor, die 5 μ in der Breite und 9 μ in der Höhe messen. Zwischen den Kernen findet man an dünnen Schnitten (5 μ) stets eine, wenn auch häufig schmale Zone von Protoplasma. Letztere nimmt mit Eosin einen deutlich blassroten Farbenton an, wodurch eine sehr feinkörnige, dichte, schaumige Struktur erkennbar wird. Das freie Ende der Zellen wird durch eine ziemlich scharfe, stellenweise intensiver gefärbte Linie begrenzt. Die dicht stehenden tiefen Krypten, sowie die oberflächlicheren Anteile der langen Drüsen sind mit einem sehr hohen Epithel ausgekleidet, welches ein auffallend enges Lumen umschliesst. Es misst durchschnittlich 25—30 μ, doch sind auch Stellen nicht allzu selten, wo das Epithel eine Höhe von 40 μ und in extremen Fällen noch etwas darüber hat. Die Kontur der Kerne stellt annähernd eine Kreislinie mit 6 μ Durchmesser dar. Sie färben sich infolge ihres weitmaschigen Chromatinnetzes ebenso wie jene des Oberflächenepithels nur mässig blau. Sie stehen sehr nahe der Zellbasis und bilden an den meisten Stellen eine ziemlich gleichmässige Reihe mit deutlichen Zwischenräumen. Die Struktur des Protoplasmas ist an diesen Zellen deutlicher ausgeprägt wie an jenen des Oberflächenepithels. An den mit Eosin gefärbten Präparaten ist ein gröberes, schaumartiges Gerüst erkennbar,

welches gegen die freie Peripherie der Zellen zu besonders locker ist. Das Schlussleistennetz kommt schon mit der genannten Färbung recht gut zur Darstellung. Besonders auffallend ist die Abgrenzung der Zellen am freien Pol mit einem tiefrot gefärbten, cuticulaartigen Saum, der wegen des lockeren Protoplasmagerüstes viel mehr in die Augen fällt wie am Oberflächenepithel. Die in Spiraltouren und stark S-förmigen Krümmungen in die Tiefe steigenden Drüsen beginnen sich nach kurzem Verlaufe, etwa im zweiten Drittel der Schleimhauthöhe (unverletzter Querschnitt), zu teilen und reichlich zu knäueln, wodurch ungemein dichte Drüsenpakete entstehen. Zwischen diesen und der Kryptenzone liegt nur eine ganz schmale, weniger drüsenreiche Schichte, die nicht annähernd so breit ist wie die zur Zeit der Brunst ausgebildete Stromazone. Die zahlreichen Drüsenquerschnitte in der Tiefe liegen so eng beisammen, dass ihre gegenseitigen Entfernungen selten grösser sind wie eine Epithelhöhe. Recht häufig sind aber die Abstände so gering, dass nur wenige Bindegewebsbündel dazwischen eingelagert erscheinen. Die Zellen, welche diese Drüsen auskleiden, unterscheiden sich im allgemeinen nicht von den eben beschriebenen Epithelien. Man sieht es ihnen sozusagen an, dass sie an Platzmangel zu leiden haben. Sie sind etwas niederer wie jene in den Krypten, doch erreichen sie immerhin die stattliche Höhe von 24 μ. Der längliche, basalstehende Kern dieser Zellen, meist 9 μ hoch und 5—6 μ breit, ist deutlich chromatinreicher wie in den Krypten. Im mikroskopischen Bilde wird an schiefgetroffenen Drüsenschläuchen nicht selten eine Mehrreihigkeit der Kerne vorgetäuscht. An genau quer getroffenen Schläuchen sieht man jedoch deutlich nur eine, wenn auch nicht immer gleiche, sehr dicht gedrängte Reihe. Ihre Gleichmässigkeit wird hauptsächlich durch die schlanken Kerne der Stiftchenzellen gestört, die in jedem Drüsenquerschnitt in mehrfacher Zahl vorhanden sind,

während sie im Oberflächenepithel und in den Krypten wie dem obersten Anteile der langen Drüsen gänzlich fehlen. In diesen letzteren Zellgebieten sucht man auch ganz vergeblich nach Mitosen. In ganz bemerkenswerter Menge findet man sie jedoch in der tiefen Drüsenschichte. Die mitotischen Formen liegen ziemlich weit ausserhalb der Kernreihe nahe dem peripheren Drittel der Zelle. Recht auffallend ist es, dass die Trennungsebene der Mitosen häufig senkrecht zum Radius des Drüsenquerschnittes verläuft, in dem die Mitose liegt. In verhältnismässig wenigen Drüsenschnitten findet man ein spärliches, mit Eosin deutlich gefärbtes, feinflockiges Secret.

Ausserdem ist aber noch über zwei bemerkenswerte Befunde am Epithel der Drüsenschläuche zu berichten, welche sich auf die Abstossung von Zellmaterial beziehen. An Epithelkämmen, die an solchen Stellen zustande kommen, wo das Drüsenrohr eine starke Knickung erfährt, sieht man, dass die am meisten ins Lumen hineinragenden Zellen eine tiefere Protoplasmafärbung annehmen und ihre Kerne kleiner und pyknotisch sind. Manche von diesen Zellen haben sich bereits vom Stroma abgelöst und sind nur mehr in lockerem Zusammenhange mit den Nachbarzellen. Andere liegen mit mehr oder weniger gut erhaltenem Protoplasmakörper frei im Lumen. Der zweite Befund besagt uns, dass Stiftchenzellen aus dem Drüsenepithel förmlich herausgepresst werden. Man beobachtet nämlich, wie Kerne solcher Zellen in das Drüsenlumen hinein austreten. Der noch innerhalb der Protoplasmazone liegende, schlanke Anteil des Kernes verbindet sich mit dem bereits aus dem Drüsenlumen ausgetretenen, kugelförmigen Anteile nur durch eine dünne, fadenartige Brücke.

Das Schleimhautstroma zeigt ein sehr ähnliches Verhalten wie zur Zeit der Brunst, vor allem die grossen, blassgefärbten Kerne der Stromazellen. In der tiefen Drüsenschichte aber zeigen diese Kerne infolge der Kompression, welche sie

zwischen den dicht stehenden Drüsenschläuchen erfahren, eine platte Form. Das Bindegewebsgerüst ist in den oberflächlichen Partien der Schleimhaut noch immer recht gleichmässig aufgelockert. Der Leukocytenreichtum der Schleimhaut ist nur sehr mässig. Die starke Füllung der Gefässe der Kryptenzone ist auf eine gelegentlich der Vornahme der Excision zustande gekommene Hyperämie zurückzuführen.

In seiner höchsten Ausbildung präsentiert sich das Stadium der Hyperplasie bei Versuchshund B (4 Wochen nach dem Brunstbeginn [Taf. 17, Fig. 2]). Die Zone der Drüsenknäuel ist in diesem Präparate noch breiter wie im vorigen und die Drüsenschnitte stehen mindestens ebenso dicht. Beide Präparate zeigen überhaupt eine weitgehende Übereinstimmung, sogar die Masse an den Epithelzellen sind nahezu dieselben, weshalb mir specielle Angaben überflüssig erscheinen. Das Stromagerüst ist bei dem in Rede stehenden Präparat dichter gefügt; es macht einen kompakteren Eindruck. Ein Hauptunterschied ist aber jedenfalls der, dass man in diesem Präparate Mitosen im Epithel nur mehr äusserst selten findet. Das Drüsenwachstum hat seinen Höhepunkt erreicht. Eine Abstossung von Epithelzellen ist nicht wahrzunehmen, auch die Kompressionsformen der Epithelien in der tiefen Drüsenschichte sind seltener geworden. Das Epithel daselbst besitzt bereits einen gleichartigeren Charakter, vor allem durch die regelmässigere Kernstellung. Ein Präparat von Versuchshund D, 9 Tage später als das zuerst beschriebene vom selben Tier entnommen, zeigt letztere Eigenschaften noch schöner ausgeprägt. Stiftchenzellen sind nur mehr sehr vereinzelt anzutreffen. Die sich in ihrer Kontur mehr der Kreisform nähernden Kerne (5 μ bis 6 μ) stehen in einer schön ausgeglichenen Reihe; sie sind durch schmale, gleichbreite Protoplasmazonen getrennt (Schnittdicke 5 μ). Die Höhe des Epithels in den Krypten wie den langen Drüsen hat etwas abgenommen. In den beiden zu-

letzt beschriebenen Präparaten findet sich Secret in Form ziemlich homogener, tief mit Eosin gefärbter Massen in den Krypten (Taf. 19, Fig. 11), seltener in den tiefer gelegenen Drüsenpartien.

Die gemachten Befunde ergeben also unzweifelhaft, dass mit dem Ende der Brunst keine Rückbildung der Uterusschleimhaut erfolgt, sondern dass im Gegenteile noch weitere recht bedeutende Wachstumsprozesse eintreten. Der Schwellungszustand, in dem sich die Epithelien zur Zeit der Brunst befinden, dauert noch fernerhin an, ja er nimmt sogar noch zu, wie wir dies besonders an den Kryptenepithelien wahrnehmen können. In den tieferen Anteilen der langen Drüsen jedoch kommt es zu einer sehr lebhaften Proliferation des Epithels. Die an und für sich schon infolge des Epithelwachstums hypertrophierte Drüse wird nunmehr auch hyperplastisch; ihre Länge nimmt bedeutend zu, weshalb sie sich in reiche, dichte Windungen legen muss. Obwohl es vorkommt, dass, wie früher genauer geschildert, Zellen abgestossen bezw. ausgestossen werden, so behält doch der hyperplastische Prozess die Oberhand. Infolgedessen ist das mikroskopische Bild durch einen Drüsenreichtum charakterisiert, neben welchem das Stroma ganz in den Hintergrund tritt. Dadurch kann sogar der Gedanke wachgerufen werden, dass ein pathologischer Prozess vorliegt, wie er der Endometritis glandularis des Menschen entsprechen würde.

Die in der Brunstzeit eingetretene Secretion in den Drüsen und Krypten dauert im Stadium der Drüsenhyperplasie weiter an. Der verhältnismässig geringe Gehalt an färbbaren Secretionsprodukten im mikroskopischen Präparat liesse wohl auf eine Einschränkung der secretorischen Tätigkeit schliessen. Man muss jedoch bedenken, dass sich in dem ohnehin sehr engen Lumen der Drüsen keine grösseren Secretmassen ansammeln können. Ausserdem dürfte im Beginne des Stadiums

das Secret sehr dünnflüssig sein, denn man findet es in den Krypten und Drüsen des fixierten Präparates als ein sehr lockeres, weitmaschiges Netzwerk geronnener Fäden. In Präparaten, die das Stadium in schon mehr vorgeschrittener Entwicklung zeigen, finden wir in den Krypten ein eingedicktes Secret.

Von geradezu diagnostischer Bedeutung sind die schon des öfteren erwähnten Stiftchenzellen. Man findet sie zur Zeit der Brunst nur im Oberflächenepithel und in den Krypten, während sie in den Drüsenknäueln vollständig fehlen. Mit dem Einsetzen der Drüsenhyperplasie kehrt sich das Verhältnis um. Sie sind dann in der tiefen Schichte der langen Drüsen überaus zahlreich vorhanden und treten an der Oberfläche nur mehr gelegentlich auf. Schon Friedländer (1870) hat diese Zellen als sich intensiv färbende Gebilde im Epithel des Uterus beschrieben und vermutete in ihnen mitotische Formen. Strahl hat sie bei der Hündin im Beginne der Gravidität beobachtet und als in Wanderung begriffene Leukocyten gedeutet. Bonnet hat diese Zellform in frühen Perioden der Gravidität beim Hunde, Schafe, Schweine und Rinde gesehen. Bezüglich des Zustandekommens derselben gibt der Autor folgende Erklärung:

„Fixiert man lebenswarme Uteruskammern oder ausgeschnittene Uterusstückchen, ohne sie aufzuspannen, so kontrahiert sich die Muskulatur stets mehr oder weniger stark. Es entstehen dann infolge des Seitendruckes solche in Seitenansicht stäbchenförmige, in Basalansicht eckige Zellformen mit ebenfalls mehr oder minder stark seitlich komprimierten, stäbchen- oder kegelförmigen Kernen, wie sie Strahl naturgetreu abgebildet hat. Steckt man dagegen das zu fixierende Stück ohne Zerrung ausgebreitet vor der Fixierung mit Igelstacheln auf Kork fest, so bekommt man diese Zellformen entweder gar nicht oder nur vereinzelt zu Gesicht und ein und derselbe Uterus liefert je nach der Vorbehandlung der Präparate Bilder mit oder ohne diese Kompressionsformen.“

Den Grund für die Kompression dieser Zellen sieht Bonnet in der geringeren Widerstandsfähigkeit ihres Zellkörpers und Kernes gegen Seitendruck, weil in diesen Zellen schon während der Brunst und in frühen Stadien der Trächtigkeit die Vorstufe schleimiger Degeneration auftritt. Soweit ich zur Frage der Stiftchenzellen auf Grund eigener Befunde Stellung nehmen kann, so halte ich ebenfalls dafür, dass es sich um Kompressionsformen handelt. Ihr Auftreten im Hundeuterus fällt gerade in jene Zeit, zu welcher der Seitendruck in den Epithelien eine nicht unbedeutende Erhöhung zu erfahren scheint; es ist dies zur Zeit der Brunst und der einsetzenden Drüsenhyperplasie. Im Beginne der Brunst sehen wir die Schleimhautoberfläche mit einem ungemein dicht stehenden Epithel bedeckt. In der Folge beginnt sich aber jede einzelne Epithelzelle zu vergrössern, indem sie in secretorische Schwellung tritt, und sie muss demgemäss auf ihre Nachbarzellen einen höheren Druck ausüben wie vordem. Im Stadium der Drüsenhyperplasie ist andererseits eine Steigerung des Seitendruckes in den Epithelien der Drüsen infolge der ungemein lebhaften Zellvermehrung selbstverständlich. Diese Überlegungen tragen wohl auch zur Erklärung bei, warum gerade zur Zeit der Brunst die Stiftchenzellen im Oberflächenepithel, zur Zeit der Hyperplasie im Drüsenepithel sehr häufig vorkommen. Auf das ursächliche Moment des Zustandekommens der Stiftchenzellen weist aber noch ein anderer merkwürdiger Umstand hin: Wir sehen sie nämlich gerade zu jener Zeit im Uterus auftreten, zu welcher die Secretion im vollsten Gange ist. Dies ist wieder die Zeit der Brunst und das folgende hyperplastische Stadium. Es liegt also auf der Hand, die Stiftchenzelle mit der Secretion in Beziehung zu bringen und in ihr eine Zelle zu sehen, welche durch Secretabgabe an Turgor verloren hat und deshalb durch den bestehenden erhöhten Seitendruck auf die typische Form gebracht wird. Besonders interessant in dieser Richtung sind

die Anschauungen jener Autoren, welche diese Zellen an der Tube beobachtet haben [1]).

Bereits Frommel, welcher diese Gebilde im Eileiterepithel einer brünstigen Katze fand, äussert sich über ihr Verhältnis zur Secretion. Er hielt sie, da er von einem Protoplasma so gut wie nichts nachweisen konnte, für komprimierte Kerne von Zellen, die ihr Protoplasma oder Bestandteile desselben abgegeben haben. Mandl hat an Präparaten von der Tube dargetan, dass die von Frommel beschriebenen stab- oder fadenförmige Gebilde nicht allein in die Länge gestreckte Kerne vorstellen, sondern dass auch ein zugehöriger komprimierter Zelleib vorhanden sei. Hörmann und in neuester Zeit Holzbach erblicken wie Frommel in den Stiftchenzellen der Tube die Folgezustände einer secretorischen Funktion. Die Beziehung der letzteren zur Brunst präzisiert Holzbach genauer, indem er sagt:

„Ob die stärkere, secretorische Tätigkeit des Epithels auf bestimmte physiologische Vorgänge, z. B. die Brunst, zurückzuführen sei, vermochte ich zunächst nicht zu entscheiden. Die Vergleichung der beiden, einem Tier zu verschiedenen Zeiten entnommenen Tuben, lässt jetzt keinen Zweifel mehr darüber bestehen, dass jene Vermutung richtig war. Auch in der ruhenden Tube trifft man Stiftchenzellen als Gelegenheitsbefund; im Epithel des brünstigen Tieres dagegen stellen sie eine absolut unverkennbare, typische Secretionsform dar.“

Ohne die Richtigkeit dieser Anschauung nur im geringsten zu bezweifeln, kann ich mich doch nicht entschliessen, dieselbe auch ohne Einschränkung für das Endometrium der Hündin auszusprechen. Die Bedeutung der Stiftchenzellen als einer in gewissen Stadien charakteristisch auftretenden Zellform

[1]) Die diesbezüglichen Literaturangaben verdanke ich der Güte des Herrn Universitätsprofessors Dr. Schaffer in Wien, welcher diese Zellen mit dem Namen „Intercalarzellen“ belegt hat.

habe ich bereits hinlänglich gewürdigt; auch bin ich überzeugt, dass secretorisch erschöpfte Zellen infolge ihrer geringen Widerstandsfähigkeit gegen Druck das typische Bild der Stiftchenzellen darbieten, und dass sogar wahrscheinlich die Mehrzahl dieser Zellen der secretorischen Tätigkeit des Epithels seinen Ursprung verdankt. Dennoch bin ich nicht geneigt, in den Stiftchenzellen im Uterus der Hündin ausschliesslich eine Secretionsform zu sehen. So wie es Holzbach für die Tube beschreibt, kann man auch am Endometrium (Hündin) alle Übergänge von der breiten, in secretorischer Schwellung befindlichen Epithelzelle bis zu gerade noch deutlich differenzierbaren, fadenförmigen Zellformen beobachten. Die von diesem Autor hervorgehobene Beziehung zu Becherzellen konnte nicht nachgewiesen werden, weil eine solche Secretionsform bisher im Epithel des Hundeuterus überhaupt nicht gefunden wurde. Auch Hitschmann und Adler betonen, beim Weibe keine Becherzellen in der Uterinschleimhaut zur Zeit der Secretion gesehen zu haben. Hingegen waren im Oberflächenepithel von brünstigen Uteris und im Drüsenepithel von Präparaten aus dem Beginne der Drüsenhyperplasie sehr vereinzelt grosse, bedeutend geblähte Zellen zu finden mit hellem Leib und ebenfalls vergrössertem, schwach tingiertem Kerne, die augenfällig den Eindruck der Degeneration machten. Es ist zumindest die Wahrscheinlichkeit sehr gross, dass auch die Vorstufe einer solchen Degeneration die typische Form der Stiftchenzellen an der betreffenden Epithelzelle hervorzubringen vermag, und ich verweise in dieser Hinsicht auf die bereits erwähnte, von Bonnet vertretene Ansicht über das Zustandekommen der Kompressionsformen. Andererseits ist es auch denkbar, dass das Bild der Stiftchenzellen auftritt, wenn solche degenerierte Zellen unter Abgabe ihres jedenfalls flüssigen Inhaltes kollabieren. Auch junge, eben auf mitotischem Wege gebildete Zellen scheinen dem erhöhten Seitendruck, wie er zur Zeit der Brunst und

Drüsenhyperplasie auftritt, nicht standhalten zu können und werden ebenfalls bis zu einem gewissen Grade komprimiert. Hierfür sprechen auch Befunde am Epithel der Drüsen im Stadium der einsetzenden Drüsenhyperplasie, zu welcher Zeit genügend Gelegenheit ist, mitotische Formen zu beobachten. Ich vermag auch der alten Ansicht Friedländers ihre Berechtigung nicht abzusprechen.

Zusammenfassend kann ich meine Meinung dahin abgeben, dass es zur Entstehung der Kompressionsformen im Epithel der Uterinschleimhaut einer gewissen Prädisposition bedarf, die gegeben ist durch Secretabgabe, Jugendzustand, Degenerationsvorgänge und vielleicht noch anderes.

Die auslösende Ursache liegt jedoch immer in einer Steigerung des Seitendruckes.

Dass schliesslich auch das Epithel passierende Leukocyten hie und da sich in Gestalt von Stiftchenzellen repräsentieren können, ist nicht von der Hand zu weisen. Eine Verwechslung der von mir beschriebenen Beobachtung der Ausstossung von komprimierten Epithelzellen aus der Epithelreihe mit durchwandernden Leukocyten halte ich für sicher ausgeschlossen. Es erscheint mehr als unwahrscheinlich, dass bei einer Leukocytenemigration gerade nur das Epithel der peripheren Drüsenenden reichlich durchwandert wird, während das Epithel der Schleimhautoberfläche, der Krypten und der oberflächlichen Anteile der langen Drüsen von diesem Vorgange beinahe gar nicht betroffen wird, wie dies der gemachten Beobachtung entsprechen würde. Mit einem so häufigen Durchtritte von Leukocyten würde ferner die relative Armut des die Drüsenknäuel umgebenden Stromagewebes an solchen Zellen in direktem Widerspruche stehen. Von ausschlaggebender Bedeutung für die Beurteilung der in Rede stehenden Erscheinung ist ferner, dass bei Leukocyten, wie man sie im Oberflächenepithel des brünstigen Uterus nicht selten neben Stiftchen-

zellen vorfindet, der helle Zelleib durchaus nicht komprimiert ist und auch der kleine, dunkelgefärbte Kern seine kugelige Gestalt beibehält. Die grossen, langgestreckten Kerne austretender Epithelzellen machen jedoch den Eindruck der Pyknose, der zugehörige Zelleib ist, wenn vorhanden, dunkel tingiert und stark komprimiert, häufig jedoch ist er nicht zu differenzieren; man sieht nur den Kern allein ins Lumen der Drüse treten. Es handelt sich hier also augenscheinlich um die Ausstossung von degenerierten Zellen.

Bei dieser Gelegenheit möge auch noch die Frage gestreift werden, wie lange sich die Residuen der Brunstblutung in der Uterinschleimhaut erhalten. Die Beantwortung derselben ist insoferne erschwert, als man nur Fälle berücksichtigen darf, in welchen eine Gravidität in der der Brunst vorausgehenden Geschlechtsperiode sicher ausgeschlossen ist.

Wie bekannt erhalten sich Melanophoren, die der Gravidität entstammen, nicht selten über die nächste Brunst hinaus in der Schleimhaut und können deshalb Veranlassung zu Verwechslungen geben, indem sie einen Ursprung aus der Brunstblutung vortäuschen. Diesbezüglich will ich erwähnen, dass bei Versuchshund D, welcher bestimmt erst das erste Mal brünstig war, ungefähr 14 Tage nach Beginn der Blutung im Endometrium keine farbstofftragenden Zellen mehr gefunden wurden. Die Reste der Brunstblutung scheinen also, und dafür sprechen auch Befunde an anderen Präparaten, sehr rasch resorbiert zu werden.

Die Erscheinungen, wie sie vorstehend an Versuchshunden für das Stadium der Drüsenhyperplasie beschrieben wurden, und zwar gerade die Hyperplasie der Drüsen, könnten vielleicht in ursächlichen Zusammenhang gebracht werden mit einer als Folge früherer Operationen auftretenden Stase. Es liegen jedoch noch mindestens 15 Präparate von getöteten, nicht operierten Tieren vor, welche das Stadium in verschiedenen Phasen von

der Brunst bis zur beginnenden Rückbildung zeigen. Die Drüsenhyperplasie war stets in ausgesprochener Weise vorhanden, wenn vielleicht auch kleine, individuelle Schwankungen vorkommen mögen. Auch die Abgabe von Zellmaterial in den Drüsenknäueln war in einem Präparat, wenn auch nicht so reichlich und deutlich wie bei Versuchshund D, nachweisbar.

Trotzdem nun die geschilderten Erscheinungen in diesem Stadium sicherlich sehr auffallende sind, finden wir dennoch in der Literatur so viel wie nichts darüber verzeichnet. Sie scheinen tatsächlich übersehen worden zu sein. Wie wäre die Äusserung Nolls sonst verständlich, der darüber bloss sagt:

„Lässt man die brünstige Hündin nicht belegen, so erhalten sich, soweit unsere Kenntnisse bis jetzt reichen, die Zeichen der stattgehabten Brunst noch auf sehr lange Zeit, so dass also auch ein solcher Uterus seine charakteristischen Eigenschaften aufweist."

Aber gerade Noll hat die Veränderungen, wie sie dem in Rede stehenden Stadium zukommen, gesehen und in weiteren Umrissen auch geschildert, aber nicht am unbefruchteten, sondern an dem erst kurze Zeit graviden Uterus. Gelegentlich eines Vergleiches von Hunde- und Katzenuterus führt Noll an:

„Noch auffälliger werden die Verschiedenheiten, wenn wir tragende Uteri aus früher Zeit miteinander vergleichen, auffälliger insofern, als während des Keimblasenstadiums die genannten Unterschiede in der Drüsenanordnung noch sehr viel deutlicher sind. Bei der Hündin sind an einem unserer Präparate aus dieser Zeit die blinden Enden der langen Drüsen sehr viel stärker geworden, so dass dieselben eine gleichmässige Schicht oberhalb der Muskulatur bilden. Unmittelbar unter der freien Fläche liegt die Lage der Krypten und es tritt demgemäss sehr auffällig eine mittlere Zone hervor, in welcher nur die spärlichen Hälse der langen Drüsen vorhanden sind."

Die Ähnlichkeit zwischen dem nicht graviden und graviden Uterus in der nächsten Zeit nach der Brunst ist aber viel grösser, als aus der citierten Schilderung hervorgehen würde. Ein gelegentlich einer Totalexstirpation gewonnener, 3 Wochen gravider Uterus zeigt an den fruchtkammerfreien Zwichenstücken genau das histologische Bild wie Versuchshund B 4 Wochen nach dem Einsetzen der Brunst, welche Zeit also auch einer ca. dreiwöchentlichen Gravidität entspricht. Die Gleichheit der Befunde erstreckt sich bis in weitgehende Details der Struktur; es könnte nahezu ein Bild für das andere eintreten.

Stadium der Rückbildung.

Je nachdem, ob der Uterus vom Beginne oder vom Ende dieses Stadiums stammt, zeigt er makroskopisch wie mikroskopisch ein unterschiedliches Verhalten. Ein Uterus aus der erstgenannten Zeit besitzt meistens noch recht gut ausgeprägt alle gröberen anatomischen Merkmale, wie sie für das vorige Stadium beschrieben wurden, so Ausbildung von Schlangen- oder Spiralwindungen an den Hörnern, wellige Beschaffenheit an der Schleimhautoberfläche. Erst das mikroskopische Bild gibt Aufschluss, dass tatsächlich bereits deutliche Rückbildungserscheinungen vorhanden sind. Mit der fortschreitenden Rückbildung verschwinden die Windungen am Uterus, welcher nach und nach eine mehr oder weniger seitlich abgeplattete Form annimmt und sich wieder gerade ausstrecken lässt. An der Serosa bilden sich meist zahlreiche, feine Längsrillen aus. Beim Durchschneiden krämpt sich die Schleimhaut nicht mehr vor; der Querschnitt des häufig etwas erweiterten Lumens stellt, wenn das Ruhestadium nicht schon allzu nahe ist, wegen der reichlichen Faltenbildung eine vielfach verzweigte Figur dar. In der letzten Phase der Rückbildung nimmt diese Figur wieder

einfachere Formen an (vier- oder fünfstrahliger Stern). Die Schleimhaut erscheint wie mit einer dünnen Milchschicht übergossen und von ihrer Oberfläche lässt sich ein überaus feiner, weisslicher Belag abstreifen, der sich bei der mikroskopischen Untersuchung als aus Epithelien bestehend erweist, die strotzend mit Fett beladen sind. Mit dem Schwinden dieses Fettes tritt die Uterinschleimhaut erst in die Ruheperiode ein. Nach den an den Versuchshunden B und C gemachten Erfahrungen dürfte dies ungefähr 12—15 Wochen nach der Brunst erfolgen. Ausser mikroskopischen Präparaten von Kadavern liegen Präparate vor aus dem Beginne des Stadiums von Versuchshund B und D, vom Ende des Stadiums von Versuchshund B und C (bei letzterem Übergang zur Ruheperiode). An Versuchshund B konnten also zwei verschiedene Phasen des Stadiums der Rückbildung studiert werden. Diese Präparate scheinen mir sehr charakteristische Bilder zu bieten, auf welche ich im folgenden genauer eingehen will. Das von dem genannten Tiere zuerst entnommene Präparat (Taf. 17, Fig. 3 und Taf. 18, Fig. 8) lässt deutlich zwei Zonen erkennen, eine oberflächliche, die ihr eigentümliches Gepräge von den erweiterten Krypten und oberflächlichen Anteilen der langen Uterindrüsen erhält, ein Verhalten, welches schon beim Betrachten mit schwacher Vergrösserung deutlich zu erkennen ist. In krassem Gegensatze zu dieser Zone steht jene der geknäuelten Drüsen, welche fast genau die tiefere Hälfte der Schleimhaut ausmacht. Die Drüsen dieser Region haben nicht nur ein enges Kaliber, sondern sind auch im ganzen sehr schmal. Getrennt sind beide Schichten durch die bekannte drüsenarme Zone. Die erweiterten Krypten in der oberen Schleimhauthälfte haben, wenn man von kleinen Unregelmässigkeiten in der Wandung absieht, ungefähr eine flaschenförmige Gestalt, indem sie einen bis zu 80 μ weiten Drüsenkörper und einen bedeutend engeren Halsteil (ca. 8—15 μ) besitzen. Sie stehen in an-

nähernd gleichen Distanzen, meist durch verhältnismässig ansehnliche Stromamassen geschieden. Die langen Uterindrüsen verhalten sich an der Oberfläche ganz ähnlich wie die Krypten. Indem sie in korkzieherartigen Windungen in die Tiefe steigen, verjüngen sie sich schon in der halben Tiefe der Schleimhaut zu den bereits erwähnten, auffallend dünnen Drüsenformen. Die Drüsenanordnung in der Tiefe der Schleimhaut kann höchstens noch als mässig dicht bezeichnet werden. Die Drüsenschnitte sind nicht selten an beschränkten Partien dichter aneinander gedrängt, so dass sich kleine Gruppen erkennen lassen, die immer einem gemeinsamen, sich knäuelnden Drüsenaste anzugehören scheinen. Das Oberflächenepithel (Taf. 19, Fig. 12) erreicht eine durchschnittliche Höhe von 20 μ. Die Kerne liegen nicht mehr basal, sondern fast genau central. Ihre in die Höhenrichtung der Zelle fallenden Durchmesser betragen ca. 6—8 μ. Die Querdurchmesser sind meist geringer. In den höheren Zellen haben die Kerne eine längliche, in den niedrigeren Zellen eine mehr kugelige Gestalt. Ihre Konturen sind keine gleichmässig geschwungenen Linien, sie zeigen nicht selten einige stumpfe Ecken. Der Zelleib besitzt eine ausgesprochen grosswabige Struktur, die besonders im basalen Anteile der Zelle recht deutlich hervortritt. Es ist ein sehr regelmässiges Protoplasmagerüst in Form von zarten, intensiv mit Eosin gefärbten Bälkchen sichtbar, die helle, gleich grosse Flächen umschliessen. Im peripher vom Kerne liegenden Anteile der Zellen ist dieses Gerüst bedeutend verdichtet und nicht so gleichartig. Um mir die spätere Beschreibung zu erleichtern, mag bei dieser Gelegenheit schon mitgeteilt werden, dass dieses eigenartige Aussehen der Zellen von der bereits erwähnten Einlagerung feinster Fetttröpfchen herrührt, wie mir in Flemming fixierte Präparate aus diesem Stadium bewiesen haben. Der Kuriosität halber sei noch erwähnt, dass man in den Zellen der Oberfläche homogene, mit Eosin intensiv ge-

färbte Körperchen von kugeliger Gestalt bis zur Grösse von Blutkörperchen und selbst noch darüber an vereinzelten Stellen antrifft. Über ihre Natur Untersuchungen anzustellen, musste ich mir vorläufig versagen. Dasselbe gilt auch von feinen, körnchenartigen Gebilden, welche ziemlich dicht gestellt an der freien Oberfläche des Epithels der Schleimhautoberfläche, der Krypten und oberen Anteile der langen Uterindrüsen mit protrahierter Delafield-Färbung zur Darstellung gebracht werden können. Die Epithelien, welche den Kryptenhals und die Mündung der langen Uterindrüsen auskleiden, verhalten sich in ihrer Struktur ebenso wie das Oberflächenepithel, nur sind sie etwas niedriger. Je weiter gegen den Kryptengrund zu die Zellen gelegen sind, desto geringer wird ihre Höhe, bis letztere (von ungefähr 20 μ am Kryptenhals) bis auf 8—10 μ herabgesunken ist. In derselben Weise ändert sich auch die Beschaffenheit der Protoplasmastruktur. Der grosswabige Bau macht, je weiter die Zelle von der Oberfläche entfernt liegt, immer mehr einem schaumartigen, dichten Protoplasmagefüge Platz. Die Grenze dieser Zellen gegen das Kryptencavum stellt wohl im allgemeinen eine gleichmässige, doch unscharfe Linie dar, indem die Zellen vielfach wie abgebröckelt oder leicht aufgefasert erscheinen. Die oben beschriebenen, feinen Körnchen scheinen mit diesem Phänomen in innigster Beziehung zu stehen. Eben dieselben Befunde bieten auch die oberflächlichen Anteile der langen Drüsen. Schon in geringerer Tiefe nimmt die Höhe des Epithels bis auf 8 μ ab. Dieselbe, oft noch eine geringere Höhe findet man auch an den Zellen, welche die gewundenen Schläuche in der Tiefe auskleiden. Diese Drüsenpartien haben ein so enges Kaliber, dass der ganze Durchmesser eines solchen Drüsenquerschnittes, die epitheliale Wand mit inbegriffen, nicht selten nur ca. 22 μ misst. Die in schön geordneten Reihen stehenden Zellkerne der Epithelien hier in der Tiefe haben Kugelform

mit einem durchschnittlichen Durchmesser von 4 μ. In den engsten Drüsenquerschnitten findet man manchmal Kerne, die in ihrer Höhendimension etwas abgeplattet erscheinen, weil der Durchmesser in dieser Richtung auf 3 μ gesunken ist. Das Protoplasma der in Rede stehenden Zellen nimmt mit Eosin nur einen auffallend schwachen Farbenton an. Die freie Zellgrenze markiert sich als feine, blassrote Linie, die Protoplasmazone selbst lässt nur ein überaus zartgefärbtes, unscharfes, schaumartiges Gerüst erkennen. Das Lumen der Drüsenschichte erscheint wie ausgegossen mit dichten Massen eines grobklümperigen Secretes, das sich mit Eosin satt hellrot färbt und auch noch in spärlichen Mengen in einzelnen Krypten zu finden ist.

Das Stromagewebe zeigt nicht mehr den Charakter eines Reticulums, wie er in so ausgesprochener Weise zur Zeit der Brunst zutage tritt, sondern es macht mehr den Eindruck eines faserigen Gefüges, welches durch das dichte Aneinanderschliessen der nunmehr spindelförmigen Bindegewebszellen, zwischen welchen keine Maschen zu sehen sind, zustande kommt. Die Kerne dieser Zellen scheinen an Tinktionsfähigkeit gegen die früheren Stadien eine Spur gewonnen zu haben. Um die Drüsenschnitte herum findet man schon häufiger spindelförmige Kernbilder. Die Bindegewebsfibrillen lassen eine Anordnung zu stärkeren, ziemlich dichten Bündelzügen erkennen, welche vornehmlich die Drüsen und grössere Gefässstämmchen umhüllen.

Ähnliche Verhältnisse finden sich auch bei Versuchshund D. Die Schleimhaut ist in vier grosse Falten gelegt, welche wegen der trichterförmigen Gestaltung der Uterindrüsenmündungen wie gekerbt aussehen. Die Kryptenkörper sind auch in diesem Präparate häufig erweitert, jedoch nicht in jenem Grade wie im vorigen. Die Zellen des Oberflächenepithels sind an ihren freien Flächen leicht vorgewölbt. Ihr Protoplasma besitzt aber noch

keinen deutlich grosswabigen Bau. Als specieller Befund bei Versuchshund D ist noch hervorzuheben das Vorhandensein von geringen Detritusmassen, die frei im Lumen liegen und deutlich als Zelltrümmer erkennbar sind.

Das andere Präparat von Versuchshund B demonstriert das Endstadium der Rückbildungsvorgänge. Es zeigt die für diese Zeit charakteristischen wabigen Epithelzellen (Taf. 19, Fig. 13 u. 13a) in schönster Ausbildung. Sie bedecken die ganze Schleimhautoberfläche und kleiden ausserdem noch die Mündungen der langen Uterindrüsen und zum grossen Teil die Krypten aus. Die wabige Struktur erstreckt sich gleichmässig auf die ganze Zelle, nur an wenigen Stellen ist der helle, fein netzartig gezeichnete Protoplasmasaum mit einer etwas breiteren Linie gegen das Lumen zu konturiert. Die Kerne sind stets tief ausgezackt, sie besitzen häufig recht bizarre Formen; es sind die durch die Fetteinlagerung hervorgerufenen bekannten Deformitäten. Auch hier wird das Epithel umso fettärmer und niedriger, je tiefer es in den Krypten gelegen ist (Fig. 13a). Diese weisen keine Erweiterung mehr auf; sie sind im Gegenteil eng und schlank geworden. Die langen Uterindrüsen ziehen wohl in Windungen in die Tiefe und verzweigen sich in geschlängelte Äste, aber von einer Knäuelbildung derselben ist keine Rede mehr (Taf. 17, Fig. 4). Die Drüsenquerschnitte an der Peripherie des Endometriums sind nicht mehr ihrer Zusammengehörigkeit nach zu einem gemeinsamen Drüsenaste in deutlich unterscheidbare Gruppen gelagert. Sie liegen schon in beträchtlichen Entfernungen voneinander und nur wenig dichter gestellt wie in den höheren Schleimhautzonen. Das niedrige Epithel der tiefen Drüsenschichte unterscheidet sich wohl wesentlich von jenem des früheren Stadiums. Das Drüsenlumen scheint etwas weiter geworden zu sein, welcher Eindruck wohl hauptsächlich dadurch zustande kommt, dass die Drüsen bis auf minimale Ausnahmen

vollständig secretleer sind. Für das Schleimhautstroma gilt grösstenteils das bereits Mitgeteilte, es machen sich aber auch schon Erscheinungen bemerkbar, die dem Ruhestadium eigentümlich sind.

Aus diesen Beschreibungen kann man ersehen, dass das Stadium der Rückbildung seinen Namen mit vollem Rechte führt. Es wird in diesem Stadium das im vorigen übermässig produzierte Zellmaterial wieder zum Abbau gebracht. Die Schilderung der von den Versuchstieren gewonnenen Präparate reicht aber nicht aus, um den Komplex von Erscheinungen, die sich in dem in Rede stehenden Stadium abspielen, vollständig darzustellen. Es fehlt der eigentliche Beginn des Stadiums. Die an der Hand des ersten Präparates von Versuchshund B dargestellten Verhältnisse sind bereits das Endprodukt eines Vorganges, welchen ich am Versuchstiere leider nicht verfolgen konnte. Ich bin daher in dieser Hinsicht auf Kadaverpräparate angewiesen, für deren Beurteilung in Anbetracht der Wichtigkeit, die jenen Vorgängen im Cyklus zukommt, eine gewisse Reserve geboten erscheint. Zum Glück liegen aber sechs Präparate vor, die alle dasselbe besagen, indem sie folgendes Bild bieten: Die Erscheinungen der Drüsenhyperplasie sind ausgesprochen vorhanden. Die langen Uterindrüsen bilden mit ihren aufgeknäuelten Enden noch immer eine kompakte, hohe Schichte. Während am Epithel daselbst keine wesentlichen Veränderungen ausser Ausstossung von Intercalarzellen stattfinden, spielen sich am Epithel der Krypten und der oberflächlichen Anteile der langen Drüsen sehr lebhafte Prozesse ab, die jedenfalls eine Secretion mit teilweiser und vollständiger Zertrümmerung der Epithelzellen darstellen. Auf der vom Stroma gebildeten Basis dieser Drüsen und Drüsenpartien sitzen Zellen mit basalgestellten Kernen auf, deren peripherer Teil abgebröckelt ist, so dass die Kerne nur noch von geringen, unregel-

mässig begrenzten Protoplasmamassen umhüllt sind. Das ganze Drüsenlumen ist erfüllt mit abgeschmolzenem Zellmaterial in Form von körnig-klümperigen Massen. In ihrer Mitte aber liegt das bekannte Secret in eingedickter Form. Unter diesen Protoplasmatrümmern finden sich auch häufig tief blau gefärbte, geschrumpfte Kerne. Eine derartige Beschaffenheit lässt sich auch schon an etlichen Kernen, die noch in der Reihe stehen, konstatieren, welche sie als dem Untergange geweiht kennzeichnet. Das Oberflächenepithel beteiligt sich in gar keiner Weise an diesen Vorgängen.

Diese Befunde genügen nun tatsächlich zur Erklärung der bei den Versuchshunden gesehenen Bilder. Bei der stürmisch verlaufenden Secretion in den Krypten und oberflächlichen Drüsenanteilen wird das im Stadium der Hyperplasie hohe Epithel abgeschmolzen. Von den dicht gedrängt stehenden Zellen werden auch welche ganz abgestossen und es resultiert schliesslich jenes verhältnismässig niedrige Epithel, wie es an Versuchshund B gefunden wurde, das sogar noch Spuren der stattgehabten Protoplasmaabbröckelung zeigt. Bei Versuchshund D wurden, wie erwähnt, auch noch die Reste von Zelltrümmern gefunden. Die Folgen davon, dass die Zellen um so viel niedriger geworden sind, machen sich in einer Erweiterung der Krypten und des Drüsenlumens bemerkbar. Während nahe der Schleimhautoberfläche die Secretion mit so eingreifenden Veränderungen verläuft, vollzieht sich der gleiche Prozess in der tiefen Drüsenschichte in aller Ruhe. Diese Zellen geben ihr Secret ab und häufen in ihren Leibern kein neues Material mehr an. Man ersieht dies daraus, dass diese Zellen bis zu zwei Drittel ihrer Höhe eingebüsst haben und dass das Protoplasma keinen so lebhaften Farbenton mit Eosin mehr annimmt wie früher. Diese ausgedehnte Reduktion an der Drüsenmasse in der Tiefe bewirkt natürlich ein Einsinken der noch vor kurzem hohen Schleimhaut; die oberflächliche Ge-

webssubstanz des Endometriums gelangt in ein quantitatives Missverhältnis zur peripheren in der Art, dass wenigstens vorübergehend zu viel Oberflächenmaterial vorhanden ist. Daraus erklärt sich das Zustandekommen des erweiterten Lumens und die Bildung von Falten, bezw. Schleimhautwülsten, die auch beim Eröffnen des Uterus und Ausbreiten des Endometriums bestehen bleiben. Eigentümlich ist, dass die Schleimhaut zu Beginn des Rückbildungsstadiums niedriger sein kann wie am Ende des Stadiums, wie die Präparate von Versuchshund B demonstrieren. Der Grund hierfür liegt augenscheinlich in dem Verhalten der Muscularis. Die in ihrem Volumen reduzierte Schleimhaut kommt nur deshalb als „niedriger geworden“ zur Beobachtung, weil der sie umhüllende Muskelschlauch, welcher im Stadium der Schleimhauthyperplasie ebenfalls erweitert, vor allem aber verlängert ist, bei der Rückbildung des ganzen Organes mit der Schleimhaut nicht gleichen Schritt hält. Sobald aber die Verkürzung der Längsmuskulatur einsetzt, wird das inzwischen wenig veränderte Volumen der Schleimhaut auf eine kleinere Basis gebracht; die Schleimhaut wird wieder verdichtet und gewinnt an Höhe. Dabei werden auch etwa vorhandene erweiterte Krypten und Drüsenpartien wieder verengert, indem sie gestreckt und von den Seiten her zusammengedrückt werden. Die beschriebenen, sich in den Krypten und oberflächlichen Drüsenanteilen abspielenden Prozesse scheinen jedoch individuellen Schwankungen zu unterliegen. In einem Falle dürfte die Zellzertrümmerung auch noch ziemlich weit in die Drüsenschläuche hineinreichen, während sie im anderen Falle auch an den oberflächlichen Drüsengebilden nur spärlich zur Beobachtung kommt, wo dann ebenfalls die Reduktion der Zellen ganz allmählich erfolgt. Der Effekt ist aber stets und überall der gleiche: Die Krypten und Drüsen sind schliesslich nur mit einem niedrigen Epithel ausgekleidet, das als cubisch bezeichnet werden kann. Am Oberflächen-

epithel, sowie am Epithel der Krypten und Drüsenmündungen konnte jedoch niemals eine Abstossung von Zellen oder grösseren Zelltrümmern beobachtet werden. Es dürfte jedenfalls auch hier eine Secretion stattfinden, und zwar, wie es scheint, unter eigentümlichen Erscheinungen; doch verändert sich dabei die äussere Zellform nicht wesentlich. Das Secret findet man im Uteruscavum in Form von ungleich grossen, kugeligen, homogenen Massen, die mit Eosin einen tiefen Farbenton annehmen. Letztere sind jenen bereits früher erwähnten, im Oberflächenepithel vorkommenden Körperchen vollkommen ähnlich, so dass man wohl an Beziehungen der beiden Erscheinungen denken kann; doch gestatte ich mir aus bereits mitgeteiltem Grunde keine weiteren Schlüsse. Das eigenartigste Phänomen an dem in Rede stehenden Epithel ist aber unbedingt die Einlagerung von Fett ins Zellprotoplasma. Dieser Befund hat deshalb ein specielles Interesse, weil wir Fett bekanntlich im Epithel des graviden und puerperalen Uterus vorkommen sehen. Die Art und Weise, wie die Fetteinlagerung in den Zellen beginnt, schildert Bonnet an einer Placentaranlage mit noch freier Keimblase bei einer Hündin (21 Tage nach dem letzten Coitus) folgendermassen:

„Das Epithel der Oberfläche, der Krypten und der Drüsenmündungen bis gegen die Erweiterungen zu ist an in Flemmingscher Lösung fixierten Präparaten mit feinen staubförmigen Fetttröpfchen erfüllt.

Der Fettgehalt wechselt regionär nicht unbeträchtlich. Er fehlt an keiner Stelle gänzlich, ist aber im Vergleich zu späteren Stadien noch gering.

Die Fetttröpfchen umfassen entweder zum Teil die Kerne schalenartig an der Zellbasis oder sind unregelmässig in den Zellen verteilt. Im Bindegewebe findet sich keine Spur von Fett, dagegen liegen Fetttröpfchen vielfach frei in der Lichtung

der Drüsen und Krypten, seltener auf der Schleimhautoberfläche."

In ganz ähnlicher Weise sieht man, wie dies zum Teil schon aus den Beschreibungen der Präparate hervorgeht, auch das Fett im Epithel des nicht graviden Uterus zu Beginn des Rückbildungsstadiums auftreten. Die Fetttröpfchen sammeln sich zuerst basal vom Kerne und um den Kern herum an, bis schliesslich die ganze Zelle davon dicht erfüllt ist. An osmierten Präparaten erscheint dann der Epithelsaum als tiefschwarzes Band. Jedoch auch an nicht mit Osmium behandelten Präparaten findet man ein überaus typisches Verhalten in der früher beschriebenen, scharf gezeichneten, grosswabigen Struktur des Protoplasmas. Man sieht an solchen Präparaten ausserdem, wie die Kerne durch die überaus dicht gedrängten Fetttröpfchen deformiert werden. Sie erscheinen ausgezackt und gleichzeitig an das periphere Ende der Zellen gerückt. Diese letzteren Bilder sieht man besonders schön bei der Hündin am Oberflächenepithel des sich nach der Geburt rückbildenden Uterus auftreten. Eine sehr anschauliche Schilderung dieser charakteristischen Zellstruktur finde ich in einer Arbeit von Strahl über den puerperalen Uterus der Hündin: „Entfernt man an osmierten Präparaten das Fett, so erhält man ebenfalls sehr regelmässige Bilder, helle Flecke in ein Protoplasma-Netzwerk eingelagert; ich habe diese Bilder bereits früher beschrieben und als schaumiges Protoplasma bezeichnet. In anderen Fällen füllen die Körner die Zellen in noch höherem Grade aus als in den gezeichneten Exemplaren; es kann das soweit gehen, dass nach oben über dem Fett nur ein schmaler, fettfreier, protoplasmatischer Saum liegt, der alsdann fast vollkommen das Bild des Funkeschen Saumes der Darmepithelien liefert, ohne allerdings in seiner Bildung diesem gleichgestellt werden zu können. Die Kerne der Epithelzellen liegen entweder inmitten derselben, vielfach aber auch in sehr auffälliger Weise nahe dem oberen Rande."

In die Art und Weise, wie das Fett wieder aus dem Epithel schwindet, gestattet das Präparat von Versuchshund C einigen Einblick. Die Schleimhautoberfläche ist streckenweise noch mit den bekannten hohen, grosswabigen Zellen bedeckt, welche am freien Rand den eben bei Strahl erwähnten Protoplasmasaum überaus deutlich erkennen lassen. Andere Schleimhautpartien tragen aber schon wieder Epithel mit dunkel gefärbtem Protoplasmaleib ohne wabige Struktur. Vereinzelt findet man auch Übergangsformen zwischen diesen beiden grundverschiedenen Epithelarten. Es sind cubische Zellen, die zwar das charakteristische Wabennetz zeigen, aber bereits einen mehr basal gestellten und schon ziemlich gut gerundeten Kern besitzen. Es verlieren also nicht alle Zellen gleichzeitig das Fett, sondern es bilden sich zuerst auf der Schleimhaut fettfreie Inseln, so wie dies auch Strahl am Uterus nach der Geburt bei der Hündin beobachtet hat. Die Entfernung des Fettes von der Schleimhautoberfläche geschieht am puerperalen Uterus nach Strahl durch Abstossung von ganzen Gruppen fettbeladener Epithelzellen, die in Form von Knospen über die freie Oberfläche vorragen. „Ein anderer Teil des Fettes wird, ebenso wie früher an der Placentarstelle, von den Epithelzellen nach unten gegen das Bindegewebe entleert und da von Wanderzellen aufgenommen,“ soweit nicht die Zellen den Inhalt von Fettkörnchen einfach nach aussen abstossen. Dieser letztere Modus kommt wohl hauptsächlich bei dem sich rückbildenden, nicht graviden Uterus in Betracht. Im Präparate von Versuchshund C findet man im Uteruslumen eine kleine Anhäufung von feinkörnigen Secretmassen, untermischt mit Kerntrümmern und hellen, scharf konturierten Gebilden, die als kreisförmige Flächen erscheinen. Letztere deute ich als von grösseren Fetttröpfchen herrührend, die mit einer Secretschichte umhüllt waren. Man beobachtet ein Zusammenfliessen des Fettes zu grösseren Tropfen schon innerhalb des

Epithelsaumes. Wie die Kernreste schliessen lassen, gehen auch Zellen bei der Fettabgabe zugrunde, wenn auch wahrscheinlich nur in geringer Zahl.

Das Vorkommen von Fett im Uterusepithel ist also nach dem Geschilderten durchaus nicht an die Gravidität und das Puerperium gebunden. Schliesslich ist noch von Interesse, dass die Erscheinungen, die dem Rückbildungsstadium überhaupt eigentümlich sind, auch noch am graviden Uterus gefunden werden können. Es liegt mir ein Präparat vor von einem graviden Hund mit Fruchtkammern, die bereits 2 cm im Durchmesser haben. In den noch engen Zwischenstücken zeigt das Epithel der Oberfläche wie jenes der erweiterten Krypten und oberen Drüsenanteile einen wabigen Bau. In der Tiefe der Schleimhaut finden sich noch hyperplastische Schläuche, daneben aber auch solche, die schon deutliche Reduktionserscheinungen zeigen. Freilich beschränkt sich dieses Bild nur auf einen Sector des Uterusquerschnittes, denn in den angrenzenden Partien sind die Drüsen erweitert und zeigen, wie Bonnet sagt, „gleichsam einen abortiven Ansatz zur Drüsenkammerbildung."

Ruhestadium.

Die Bezeichnung Ruhestadium ist nicht in der Weise aufzufassen, dass nach dem Schwinden des Fettes aus den Epithelien sich gar keine Veränderungen am Endometrium mehr vollziehen, die Schleimhaut also etwas tatsächlich Ruhendes, in seiner Formation Starres darstellt, sondern der Ausdruck „ruhender Uterus" hat eine relative Bedeutung in dem Sinne, dass die geringfügigen Wandlungen, welche zu dieser Zeit noch am Endometrium beobachtet werden können, gegenüber jenen eingreifenden Processen der früheren Stadien gar nicht in Betracht kommen. Es handelt sich nur um eine sehr langsam

fortschreitende, grösstenteils nur scheinbare Massenreduktion, am Endometrium. Sobald die Zeit der Brunst wieder herannaht, beginnen am Uterus neuerdings Wachstumvorgänge, welche nicht mehr zum Ruhestadium, sondern schon der folgenden Geschlechtsperiode zuzurechnen sind und eine Vorphase der Brunst darstellen. Was mir darüber bekannt ist, wurde bereits gelegentlich der Besprechung der Brunst mitgeteilt.

Der ruhende Uterus hat eine deutlich an den Seiten abgeflachte Form mit stark ausgeprägtem, antimesometralem Winkel. An der Serosa bemerkt man häufig mehrere ziemlich tiefe Längsrillen. Das Organ fühlt sich weich und schlaff an. Die Schleimhaut ist in mehrere, eng aneinanderschliessende Falten gelegt, die sich ausgleichen, wenn man den Uterus der Länge nach aufschneidet und seine Wandung eben ausbreitet. Die Oberfläche der blassen Schleimhaut ist nur spärlich mit einem hellen Secret belegt, so dass sie gerade noch feucht erscheint. Zur Wiedergabe des mikroskopischen Bildes, welches die Schleimhaut bietet, möge das zweite Präparat von Versuchshund C, welches 14 Wochen nach der Brunst gewonnen wurde, als Vorlage dienen:

Das Lumen präsentiert sich am Querschnitte als eine mehrmals geknickte Spalte, welche mit einigen, an den Enden noch geteilten Nebenspalten zusammenhängt. Die Oberfläche ist mit einem cubischen Epithel (Taf. 19, Fig. 14) überkleidet, welches aber stellenweise so niedrig ist, dass es beinahe schon als plattes Epithel bezeichnet werden könnte. Es hat eine Höhe von 5—8 μ, zwischen welchen Zahlen auch die Zellbreite schwankt in der Art, dass die höheren Zellen ein geringeres Breitenmass haben und umgekehrt. Die Kerne daselbst haben einen grössten Durchmesser von 5 μ und erscheinen in den höheren Zellen hochgestellt, in den niedrigeren hingegen quergestellt. Sie sind nicht gleichmässig gerundet,

sondern besitzen nicht selten stumpfe und abgerundete Ecken. In den Krypten gewinnt das Epithel an Höhe bis zu 10 μ, ohne seinen Charakter weiter zu ändern. Dasselbe gilt auch von den Drüsen. Sie sind von oben bis unten mit einem sehr gleichartigen, dem oben beschriebenen vollkommen ähnlichen Epithel ausgekleidet, welches eine überall konstante Höhe von 8—9 μ besitzt. Auch die Kerne weichen nicht von dem angegebenen Masse ab; sie sind ziemlich dicht und hochgestellt und bilden regelmässige Reihen. Die Epithelkerne zeichnen sich überall, sowohl an der Oberfläche wie in der Tiefe, durch eine starke Tinktionsfähigkeit aus; sie resultiert aus einem dichten Chromatinnetz. Das Protoplasma aller Epithelien erscheint gleichmässig granuliert. In ihrer Gesamtausbildung (Taf. 17, Fig. 5 u. Taf. 18, Fig. 9) bieten die drüsigen Elemente ebenfalls sehr charakteristische Verhältnisse. Es lässt sich eine ganz deutlich ausgeprägte Kryptenzone unterscheiden, welche einen sehr regelmässigen Eindruck macht. Die Krypten repräsentieren sich als schlanke, gerade verlaufende Säckchen, die in gleichen Abständen so gestellt sind, dass im Schnittbilde zwischen je zwei Krypten bequem noch eine Krypte Platz hätte. Dazu kommt, dass diese Gebilde annähernd die gleiche Länge, nämlich ca. 90 μ, besitzen. Die langen Uterindrüsen ziehen als schmale Schläuche leicht geschlängelt oder nahezu gestreckt in die Tiefe. Erst an den Teilungsästen, also an den peripheren Abschnitten der Drüsen, ist eine stärkere Schlängelung ausgesprochen. Von einem Knäueln der Drüse kann aber nicht im entferntesten die Rede sein. Die Schleimhaut erscheint in diesem Stadium relativ drüsenarm, und zwar aus zwei Gründen: Einerseits sind die Drüsen verkürzt, indem sie weniger geschlängelt verlaufen, so dass man auf grössere Strecken längsgetroffene Drüsenpartien mindestens ebenso häufig findet wie Querschnittsbilder und andererseits kommt das veränderte Bild dadurch zustande, dass der Dickendurchmesser

der Schläuche herabgesetzt ist, welcher, wie man sich an Querschnittbildern überzeugen kann, zwischen 20 und 30 μ schwankt je nach der Weite des Kalibers. Das Lumen der Drüsen ist grösstenteils leer, nur in den peripheren Enden der Schläuche hat sich noch Secret erhalten, das man in stark eingedicktem Zustande frei vorfindet. Durch den typischen Verlauf der langen Uterindrüsen und der damit in der Hauptrichtung parallelen, gestreckten Gefässstämmchen erhält die Schleimhaut bei schwacher Vergrösserung ein eigenartiges, annähernd radiär gestreiftes Aussehen.

Am Schleimhautstroma (Taf. 18, Fig. 9) fällt vor allem der Reichtum an Kernen auf, wie er in keiner der früheren Perioden zu sehen war. Die Kerne erscheinen jedoch nicht gleichmässig über den ganzen Querschnitt verteilt, sondern wir finden sie im allgemeinen etwas dichter angeordnet knapp unter der Oberfläche, so dass das Bild tatsächlich an ein Stratum cellulare erinnert. Am reichsten sind aber die Kerne an solchen Stellen angehäuft, wo die Schleimhautoberfläche in nahezu entgegengesetzter Richtung abbiegt; es sind dies also jene Stellen, wo die früher genannten Spalten und Nebenspalten blind enden. Diese Erscheinung hat ihren Grund in mechanischen Ursachen: Das Zusammenbiegen der Schleimhaut ruft erhöhte Spannungsverhältnisse an den Knickungsstellen hervor, welche das Stroma daselbst verdichten. Die protoplasmaarmen Zellen des letzteren bilden nämlich mit ihren überaus zarten Ausläufern ein verhältnismässig weitmaschiges, überaus lockeres Reticulum, welches sich leicht zusammendrücken und verdichten lässt. An den Stellen, wo dies geschieht, verschwinden natürlich die Maschen; die Kerne rücken näher zusammen und es kommt eine mehr oder weniger ausgesprochene Schichtung des Gewebes zustande, wie an den genannten Partien unter der Oberfläche. Diese Verhältnisse lassen sich aus einer weiteren Eigentümlichkeit, welche an den Kernen beobachtet wird, noch ge-

nauer präzisieren. Die Stromakerne präsentieren sich nämlich in mehrfacher Form. Es lassen sich besonders zwei Haupttypen in den Kernbildern unterscheiden, und zwar schmale Spindelformen und breitere elliptische Formen. Im Reticulum, welches sich in ausgedehnten Gebieten in der mittleren Schleimhautzone zwischen den Drüsen und Gefässstämmchen vorfindet, sind beide Formen sowie alle erdenklichen Übergänge zwischen beiden anzutreffen.

In dem die Drüsen umhüllenden Bindegewebe sieht man aber neben genau in der Längsachse getroffenen Drüsenpartien und neben senkrechten Querschnitten von Drüsen ausschliesslich schmale, spindelförmige Kernbilder, die alle mit ihrer Längsachse parallel zur Drüsenkontur geordnet sind. An jenen Stellen aber, wo die Drüsenwand nicht senkrecht von der Schnittebene, sondern sehr schief getroffen wird, kommen auf einer kleinen Fläche ausschliesslich nur breitere, elliptische Kernbilder zur Beobachtung. Aus diesem Befund kann man ersehen, dass wir es nicht mit einer Reihe verschiedener Kerngestalten im Stroma zu tun haben, sondern dass es sich immer um die gleiche körperliche Gestalt des Kernes handelt. Letzterer bietet je nachdem, von welcher Seite er gesehen wird, eine verschiedene Ansicht. Die wahre Gestalt des Kernes ist die eines linsenähnlichen Körpers, dessen Äquator jedoch keinen Kreis, sondern eine Ellipse darstellt. Die absoluten Masse dieser Kerne betragen ca. 7—8 μ, 4—5 μ und 2 μ in je einer Dimension. Durch die geschilderte gleichartige Lagerung der flachen Kerne um die Drüsen herum wird der Eindruck einer lamellären Schichtung noch erhöht, ebenso wie an dem verdichteten Bindegewebe an den Knickungsstellen der Oberfläche. Wie an den Epithelkernen, so hat auch an den Bindegewebskernen die Tinktionsfähigkeit gegenüber den früheren Stadien, vor allem der zweiten Brunstphase, bedeutend zugenommen. Der Anordnung der Stromazellen entsprechend

bilden natürlich auch die Fibrillen dichte Gefäss- und Drüsenscheiden. Im weitaus grössten Teile des Präparates erscheint das Stromagewebe in seiner ursprünglichen reticulären Form mit weiten Maschen, welch letztere meistens erfüllt sind mit einer gleichmässig feinkörnigen, mit Eosin lichtrot färbbaren Masse, als welche sich der durch die Fixierung und Härtung veränderte Gewebssaft darstellt. Der Gehalt dieser Lymphräume an Leukocyten ist nicht gross, wenigstens scheint er sich nicht wesentlich zu unterscheiden von jenen in anderen Stadien. Bemerkenswert ist das verhältnismässig häufige Vorkommen von Mastzellen unter der Schleimhautoberfläche.

Nicht immer präsentiert sich jedoch der ruhende Uterus genau in der beschriebenen Weise. Es liegen mir Präparate vor von Kadavern, bei welchen die Schleimhaut noch bedeutend mehr reduziert erscheint. Die Verhältnisse an den Drüsen und Epithelien stimmen wohl im wesentlichen mit den geschilderten überein, jedoch das Stroma hat ein dichteres Gefüge und ist oft ungemein kernreich; es liegt ein Kern neben dem andern. Speciell diese letztere Erscheinung spricht für eine Verdichtung des Endometriums. Während nämlich die Uterinschleimhaut bei Versuchshund C sozusagen noch genügend Platz zur Verfügung hatte, um ihr Reticulum zu entfalten, hat sich in jenen Fällen, wie man aus dem geringen Umfangsmasse des ganzen Organes und aus der überaus dichten Kernlagerung in der Muscularis schliessen kann, letztere derart zurückgebildet, dass das Endometrium auf ein kleinstes Volumen komprimiert wurde. Ob und inwieweit dabei noch wirklich Zellmasse verloren ging, entzieht sich meiner Beurteilung.

Wie aus dieser Beschreibung hervorgeht, sind sämtliche zellige Elemente des Endometriums zur Zeit der Ruhe auf ihr Mindestmass reduziert. Auch die Drüsen erscheinen auf eine einfache Form zurückgeführt, indem sich ihre Windungen weitgehend ausgeglichen haben. Sie haben ihre Secretion eingestellt.

Die Secretreste, welche eventuell noch in ihnen vorgefunden werden, stammen aus früherer Zeit. Der ruhende, brünstig gewesene Uterus bekommt auf diese Weise wieder eine entfernte Ähnlichkeit mit dem juvenilen und andererseits mit dem nach der Geburt wieder vollständig zurückgebildeten Uterus. An ersterem sind jedoch die spärlichen Drüsen noch einfacher gestaltet, die Epithelien der Oberfläche und die Drüsen sind höher, sie messen bis zu 12 μ und das Stroma besitzt protoplasmareichere Zellen mit mehr ellipsoiden Kernen. Vom involvierten Uterus unterscheidet sich der ruhende dadurch, dass die Epithelien ebenfalls höher sind, die Krypten fehlen und das Stroma reich ist an lymphoiden Elementen, vor allem an pigmentbeladenen Wanderzellen.

Schlusswort.

Obgleich schon in den vorstehenden Kapiteln so weit wie möglich der Übergang der einzelnen Stadien ineinander mitberücksichtigt wurde, so empfiehlt es sich doch, die cyklischen Wandlungen, soweit es die gemachten Befunde ermöglichen, in ihrer Gesamtheit kurz zusammengefasst darzustellen. Es findet sich am nicht graviden Endometrium der Hündin ein Stadium, in welchem die Schleimhaut sowohl im ganzen wie in den einzelnen Elementen auf ein gewisses Mindestmass reduziert erscheint. Die ruhenden Epithelien sind niedrig, die Drüsen verlaufen nur wenig geschlängelt, die Zellen des verdichteten Stromas sind protoplasmaarm. Sobald sich am Ovar die Follikelreife nähert, beginnt am Endometrium ein Wachstumsprozess. Die einzelnen Epithelzellen, vor allem jene der Drüsen, ver-

grössern sich; das Stroma wird sehr saftreich, wobei die Bindegewebszellen anschwellen. Begleitet werden diese Erscheinungen von einer erhöhten Blutzufuhr, die schliesslich einen solchen Grad erreicht, dass rote Blutkörperchen in reichlicher Menge aus den Capillaren teils per rhexin, teils per diapedesin ins Stroma treten und von hier ohne grössere Epitheldefekte ins Uteruscavum gelangen. Der daraus resultierende blutige Ausfluss aus den äusseren Genitalien gilt als das erste Symptom der Brunst. Zur Zeit des Follikelsprunges hat die Blutfülle bereits wieder abgenommen, dagegen beginnt an den Zellen der Krypten und Drüsen Secretion. Mit dem Abklingen der äusseren Brunsterscheinungen setzt in der tiefen Drüsenschichte der Schleimhaut eine ungemein lebhafte Zellteilung ein, welche in der Folge zu einer derartigen Vergrösserung der Drüsen führt, dass die Schleimhaut hyperplastisch wird, während die Secretion weiter andauert. Die Epithelien erreichen zu dieser Zeit in ihrer Grösse das Höchstmass. Das Oberflächenepithel hat gegenüber dem Ruhestadium um das Dreifache, das Epithel der Drüsen fast um das Fünffache an Höhe gewonnen. Gleichzeitig findet aber in den Drüsenschläuchen eine Abstossung von Zellmaterial in beschränkter Weise statt. Nachdem der hyperplastische Zustand einen gewissen Höhepunkt erreicht hat, machen sich die Rückbildungserscheinungen bemerkbar. Die Masse der einzelnen Epithelien nimmt in den Drüsenknäueln wieder ab, es findet sozusagen eine Schrumpfung der Schläuche statt. An der oberflächlichen Drüsenzone jedoch findet ein desquamativ-secretorischer Vorgang statt, nach welchem nur ein niedriges Epithel zurückbleibt. Damit ist die Secretion der Drüsen beendet, dagegen tritt nunmehr im Oberflächenepithel Fett auf. Die Stromazellen werden protoplasmaärmer, das Bindegewebe verdichtet sich immer mehr an der Oberfläche und um die in ihrem Volumen sich noch stetig reduzierenden Drüsen. Schliesslich schwindet wieder das Fett aus den Epi-

thelien der Oberfläche und es kommt wieder das Bild des ruhenden Endometriums zustande. Es liegt nun auf der Hand, dass eine richtige Beurteilung des Hundeendometriums nur möglich ist, wenn dieser gesetzmässig ablaufende Cyklus von Veränderungen bekannt ist. Es besteht sonst die Gefahr, dass gewisse Prozesse für pathologische Wucherungen oder wieder andere für Degenerationen gehalten werden könnten, während diese Vorgänge noch vollständig in den Rahmen des physiologischen Bildes der Schleimhaut gehören. Die Kenntnis dieses Cyklus ist aber nicht bloss in diagnostischer Hinsicht von hoher Bedeutung, sie gibt auch in physiologischer Hinsicht bemerkenswerte Aufschlüsse.

Es ist bisher in den gegebenen Beschreibungen vom Hundeendometrium nirgends mit einem Worte der Flimmerhaare an den Epithelien gedacht worden. Der Grund hierfür ist, dass ich niemals Gelegenheit hatte, in meinen Präparaten Gebilde zu sehen, die mir in überzeugender Weise als Flimmerhaare imponiert hätten. Obwohl ich bei der Auswahl meiner Fixierungs- und Verarbeitungsmethoden des Materiales von vornherein wenig Rücksicht nahm auf eine möglichst gute Erhaltung der als sehr hinfällig bekannten Flimmerhaare, so musste man doch erwarten, wenigstens hie und da halbwegs gut konservierte Reste des Flimmerbesatzes am Epithel zu finden. Es ergab aber die Durchsicht von mehr als hundert Präparaten vom Hundeendometrium ein vollkommen negatives Resultat. Daneben kommen aber noch Befunde am lebensfrischen Material in Betracht. Zur Orientierung über das Vorhandensein der Flimmerhaare in den verschiedenen Perioden wurden nämlich gelegentlich der Excisionen bei den Versuchshunden stets nach Entnahme von Uterusstücken Schleimhautpartikelchen in physiologischer Kochsalzlösung untersucht. Bei dieser Methode erscheint also jede Einwirkung eines Fixierungsmittels ausgeschlossen. Trotzdem ergab die fünfzehnmal vor-

genommene Untersuchung niemals einen positiven Befund. Beiling hat ebenfalls bei der Hündin vergeblich nach Flimmerhaaren am Endometrium gesucht; nur bei einer brünstigen Hündin fand er über dem Oberflächenepithel und an der Mündung der Drüsen körnchenförmige Gebilde, die er für Reste von Flimmerhaaren hielt. Der Autor kommt zu dem Schlusse, „dass das Oberflächenepithel des Uterus für gewöhnlich keine Wimpern besitzt, dass diese vielmehr nur zu gewissen Zeiten (während der Brunst) auftreten, um dann wieder zu verschwinden.“ Dieser Ansicht steht jene Bayers gegenüber, welcher die Meinung vertritt, dass gerade zur Zeit der Brunst (Menstruation) die Wimpern abgestossen werden, damit die Empfängnis erleichtert werde. Hitschmann und Adler hingegen geben der Vermutung Raum, dass beim Weibe „in der prämenstruellen Zeit, in der das Ei in den Uterus gelangen dürfte, die Flimmerung mit dem Beginne und vielleicht Hand in Hand mit der Secretion aufhöre. Damit würde die Herausbeförderung des Eichens verhindert, die Nidation begünstigt.“

In diesem Sinne wäre es wohl von höchstem Interesse, festzustellen, ob zur Zeit der Brunst die Flimmerhaare vorhanden sind oder nicht. Ich muss mich vorläufig damit begnügen, zu wiederholen, dass ich speciell bei der Hündin die Flimmerhaare am Endometrium überhaupt noch nicht gesehen habe. Die körnchenförmigen Gebilde, die im fixierten Präparat an der Schleimhautoberfläche manchmal mehr oder weniger deutlich zu Fäden angeordnet gefunden werden konnten, halte ich ausschliesslich für Secretionsprodukte. Besonders zur Zeit der Brunst und im Rückbildungsstadium nimmt das fixierte Secret Formen an, die zu Verwechslungen mit Resten schlecht konservierter Flimmerhaare führen können.

Nunmehr will ich versuchen, der physiologischen Bedeutung des bei der Hündin gefundenen Cyklus von Veränderungen am Endometrium näher zu treten. Wie aus den

betreffenden Schilderungen ersichtlich, tritt die Uterinschleimhaut der Hündin nach der Brunst in das Stadium der Drüsenhyperplasie, gleichgültig ob Eier befruchtet wurden oder nicht. Es führt dies zu dem Schlusse, dass nicht erst der Reiz von seiten des befruchteten Eies diese intensiven Wachstumsprozesse in den Drüsen auslöst, sondern dass vielmehr diese letzteren eine von der Befruchtung unabhängige Erscheinung darstellen, deren Endzweck jedoch ist, einen Nährboden für die Aufnahme eventuell befruchteter Eier vorzubereiten. Es speichert also das Endometrium, indem seine Drüsen eine so reichliche Entwickelung nehmen, Zellmaterial in sich auf, um es im Falle einer stattfindenden Placentation zu verwerten. Ausserdem sieht man aber im Veränderungscyklus des nicht graviden Endometriums bei der Hündin Prozesse auftreten, die der Bildung von Embryotrophe gleichkommen. Ich verweise auf die im Stadium der Drüsenhyperplasie weiter andauernde Secretion, die zur selben Zeit beobachtete Abstossung von Drüsenepithelien in den Schläuchen und schliesslich auf das Auftreten von Fett im Oberflächenepithel mit dem Beginne des Rückbildungsstadiums. Das sich im Endometrium einnistende Ei ist jedoch imstande, jene für die Bildung der Embryotrophe notwendigen Prozesse, welche, wie eben hervorgehoben, bereits in bescheidenem Masse von vornherein eingeleitet sind, durch die Placentation zu einem Höchstmass zu steigern und auszunützen. Kommt es aber zu keiner Placentation, so nehmen die genannten Vorgänge am Endometrium den Charakter von Rückbildungserscheinungen an, die Uterinschleimhaut wird dadurch weitgehend reduziert und verharrt in dieser Form bis zur nächsten Brunst, wie dies von einem untätigen Organe aus physiologischen Gründen nicht anders zu erwarten ist.

Der Zweck und das Ziel der periodischen Umbildungen des Endometriums ist also die Schaffung eines geeigneten Nährbodens für das befruchtete Ei. In prägnanter Weise äussert

sich van Herwerden in ganz demselben Sinne und benennt daher die Metamorphose der Schleimhaut während des östrischen Cyklus „Trophopoiese" in bezug auf die Bereitung eines Nährbodens.

Soviel ich aus der diesbezüglichen Literatur ersehen kann, scheint man in den Brunstveränderungen der Schleimhaut jenes Endziel der periodischen Umbildung zu erblicken, welches für die Nidation die günstigsten Verhältnisse bietet. Für die Hündin trifft dies, wie bereits dargetan, nicht zu. Die Ovulation erfolgt erst am Ende der Brunst und es ist mehr als wahrscheinlich (leider ist die Dauer der Tubenwanderung des Eies bei der Hündin nicht genau bekannt[1])), dass das Ei überhaupt erst zu einer Zeit in den Uterus gelangt, wenn der hyperplastische Zustand der Drüsen bereits eingesetzt hat. Im oestrous cycle steht freilich die Brunst mit ihren äusserlich auffallenden Symptomen im Mittelpunkte der Erscheinungen. Hier handelt es sich aber um das Zustandekommen der Befruchtung. Im Veränderungscyklus der Uterinschleimhaut jedoch, dessen leitendes Motiv in der Schaffung möglichst günstiger Bedingungen für die Nidation liegt, stellt das Stadium der Drüsenhyperplasie den Gipfel in der Reihe der Umbildungsvorgänge dar.

Der Übersichtlichkeit halber möge noch eine Gegenüberstellung des oestrous cycle nach Heape mit dem von mir gefundenen endometralen Cyklus bei der Hündin folgen:

1. Prooestrum	erste Brunstphase	I. Brunst.
2. Oestrous	zweite „	
3. Metoestrum	II. Stadium der Drüsenhyperplasie.	
	III. Stadium der Rückbildung.	
4. Anoestrum	IV. Ruhe.	

[1]) Nach Bonnet 8—10 Tage.

Die grosse Ähnlichkeit der äusseren Erscheinungen bei der menschlichen Menstruation und der Brunst der Hündin fordern geradezu zu einem Vergleiche der beiden Vorgänge heraus. Es wurde auch schon des öfteren eine gewisse Gleichwertigkeit beider Prozesse angenommen, die wohl insofern vermutet werden kann, weil sowohl Mensch wie Hund zu den Deciduaten gehören. Zur Klärung dieser Frage genügt es aber nach meiner Ansicht nicht, bloss Brunst und Menstruation für sich allein zu betrachten; es ist vielmehr hierzu notwendig, dass der ganze Veränderungscyklus der Uterinschleimhaut beim Menschen, dessen Teilerscheinung die Menstruation bildet, verglichen wird mit jenem, wie er sich bei der Hündin abspielt. Zum Versuche eines derartigen Vergleiches bietet sich insofern eine gute Gelegenheit, als erst vor kurzem eine erschöpfende Arbeit über den Bau der Uterinschleimhaut beim Menschen erschienen ist, welche die periodische Schleimhautumbildung eingehend berücksichtigt. Es ist die schon des öfteren citierte Publikation von Hitschmann und Adler. Weil mir die Resultate der beiden Autoren in der Folge zur Grundlage des geplanten Vergleiches dienen sollen, so ist es notwendig, dieselben in Kürze anzuführen.

Hitschmann und Adler teilen den Cyklus von einer Menstruation zur anderen in folgende Phasen:

1. Postmenstruelle Zeit,
2. Intervall,
3. Prämenstruelle Zeit,
4. Menstruation.

Zur Charakterisierung dieser Stadien genügt das am Schlusse der Arbeit zusammengestellte Extrakt:

„Auf der Höhe der menstruellen Blutung kollabiert die Schleimhaut, die Drüsen entleeren ihr Secret, werden ganz enge und verlaufen in gerader Richtung. Häufig geht die Oberfläche der Schleimhaut verloren, es ist dies aber kein absolut

regelmässiges Vorkommen; auch an Ort und Stelle in den Drüsen selbst gehen reichlich Zellen zu Grunde.

Mit dem Aufhören der Blutung, ja schon manchmal während derselben, kommt es zur Regeneration.

Unmittelbar nach dem Aufhören der Blutung ist die Oberfläche von einer continuierlichen Epithelreihe bedeckt. In den Drüsenepithelien treten zahlreiche Mitosen auf, und es ist die Zellvermehrung eine sehr bedeutende, zeitlich recht ausgedehnte.

Diese postmenstruelle bedeutende Epithelvermehrung macht sich in der Drüsenformation sofort bemerkbar; ihre Oberfläche muss, damit die neugebildeten Zellen Platz finden, grösser werden. Es wachsen die Drüsen in die Länge, wobei sie noch gerade verlaufen, und sie beginnen weiter zu werden. Aber ihr Lumen ist leer und das Epithel ist im ruhenden Zustande. Gleichzeitig findet auch ein Ersatz der zu Grunde gegangenen Bindegewebszellen statt.

Die Schleimhaut wird höher.

Die Zellneubildung, die bis über die Mitte des Intervalles anhält, bedingt eine stetig fortschreitende Vergrösserung der Drüsen. Sie werden langsam weiter und beginnen sich einmal früher, ein anderes Mal später zu schlängeln, sie werden spiralig und korkzieherartig.

Gegen Schluss des Intervalles, insbesondere aber in der prämenstruellen Zeit, vergrössern sich die Epithelzellen selbst auf das 2—3 fache der Grösse der postmenstruellen Epithelien, und die Drüsen können dieser ziemlich plötzlich einsetzenden Volumsvergrösserung nur folgen, indem sie mehr oder minder tiefe seitliche Buchten treiben, denen papilläre, leistenförmige Vorsprünge der Wand entsprechen. Aus den spiralig gewundenen Drüsen sind sägeförmige Drüsen geworden.

Die Vergrösserung des Epithels ist bedingt durch die prä-

menstruell einsetzende Sekretion; die weiten Drüsenlumina sind mit Secret gefüllt, oft förmlich ausgegossen......

Das Bindegewebe quillt bis zur Deciduaähnlichkeit. Indem die Drüsen in der Tiefe sehr weit, ihre Ausführungsgänge aber sehr enge werden, und ausserdem in der Tiefe dicht gedrängt, oft Drüse an Drüse, nebeneinander stehen, entsteht wie bei der Decidua ein kompakter oberflächlicher und ein tiefer spongiöser Anteil, kurz, die Schleimhaut erlangt unmittelbar vor der Menstruation in allen ihren Teilen eine solche Ähnlichkeit mit einer jungen Decidua, dass die Unterscheidung zwischen einer jungen Decidua und einer prämenstruellen Schleimhaut die grössten Schwierigkeiten hervorrufen kann. Es bestehen zwischen beiden nur graduelle Unterschiede; von diesen abgesehen, trägt die prämenstruelle Schleimhaut alle Charaktere der jungen Decidua.

Mit dem Einsetzen der Blutung kollabiert die Schleimhaut, es kollabieren die Drüsen, sie werden ganz enge und gerade usw., bis der Zyklus wieder vollendet ist.

Bleibt die Blutung infolge einer Konzeption aus, so geht die prämenstruelle Schleimhaut ohne jede scharfe Grenze in die Schwangerschaftsmucosa über.“

Wenn wir nun den Cyklus von Veränderungen beim Weibe jenem bei der Hündin gegenüberstellen, um zu prüfen, wie die einzelnen Stadien einander entsprechen, so finden wir auf Grund der morphologischen Merkmale, dass die beim Weibe so eigenartige und charakteristische prämenstruelle Phase, welcher die anderen nur als Vorstadien, bezw. Rückbildungsstadien angereiht erscheinen, bei der Hündin am besten mit dem Stadium der Drüsenhyperplasie gleichgestellt werden kann. Obgleich die Drüsenformen in diesen zwei Stadien einen grundverschiedenen Typus zeigen, — beim Weibe finden wir weite Schläuche mit reichlicher Buchtenbildung, bei der Hündin reichliche Knäuelung als Kriterium —, so sind diese Formen doch

nur Äusserlichkeiten, welche bei der Beurteilung nicht ins Gewicht fallen. Was man vielmehr ins Auge fassen muss, ist die Drüsenhyperplasie an sich. Sowohl beim Weibe wie bei der Hündin erreicht in den beiden gegenübergestellten Stadien das Wachstum der Epithelzellen den Höhepunkt und der Endzweck des Anschwellens der epithelialen Elemente ist in beiden Fällen die Secretion.

Für die Analogie der beiden Stadien lässt sich noch folgendes ins Treffen führen:

Hitschmann und Adler verlegen sozusagen den Schwerpunkt ihrer Ausführungen in den Befund, dass die prämenstruelle Schleimhaut des Weibes in jeder Richtung eine überaus grosse Ähnlichkeit mit der jungen Decidua aufweist, „dass prämenstruell morphologisch wie funktionell der Beginn der Deciduabildung vorliegt.“ Wie schon einmal citiert, „geht die prämenstruelle Schleimhaut ohne jede scharfe Grenze in die Schwangerschaftsmucosa über.“

Bei der Hündin finden wir ebenfalls am Uterus, der erst kurze Zeit gravid ist, wie schon an anderer Stelle hervorgehoben, in der ausgesprochensten Weise das Bild der Schleimhauthyperplasie. Andererseits wurde bereits darauf hingewiesen, dass sich die nach Beendigung der Brunst ins Stadium der Hyperplasie eintretende Schleimhaut direkt in die Graviditätsmucosa fortsetzt, dass sich das Ei stets in der hyperplastischen Schleimhaut als dem hierzu geeigneten Boden einnistet. Somit sind die genannten Stadien bei Mensch und Hund, die morphologisch grosse Ähnlichkeit besitzen, auch physiologisch einander vollständig gleichzustellen.

In bezug auf das Weib ist aber der Beweis, dass die prämenstruelle Phase immer das Vorstadium der Schwangerschaftsmucosa ist, wohl noch nicht voll erbracht. Während wir, wie

eben gesagt, bei der Hündin genau die Beziehung zwischen Ovulation und dem Cyklus an der Schleimhaut kennen, scheinen beim Weibe die Verhältnisse in dieser Richtung nicht so konstant zu sein, wenigstens wird angegeben, dass die Ovulation zu jeder Zeit zwischen zwei Menstruationen beobachtet wurde. Es sind also beim Menschen vorläufig nur anatomische Gründe, wie Hitschmann und Adler hervorheben, welche die prämenstruelle Schleimhaut als den Übergang in die Schwangerschaftsmucosa erscheinen lassen.

Verfolgen wir den Vergleich nach Fixierung dieses Ausgangspunktes weiter, so sehen wir, dass Brunst und Menstruation nicht zusammenfallen. Die Brunst präsentiert sich vor, die Menstruation nach dem Stadium der Nährbodenbereitung. Wir können aber den Veränderungscyklus der Schleimhaut des Hundes jenem des Menschen sehr ähnlich gestalten, ja wir gelangen sogar zu dem ausgesprochenen Bilde eines menstruellen Vorganges, wenn wir uns das Ruhestadium bei der Hündin ausfallen denken, wenn wir uns aus dem „anoestrous cycle" einen continuierlichen Polyoestrous konstruieren in der Art, dass in einem rasch verlaufenden Rückbildungsstadium schon wieder die Blutung des beginnenden neuen Cyklus auftritt. Blutung, stürmische Secretionsvorgänge mit Epitheldesquamation in den oberflächlichen Drüsen, Reduktion der Drüsen spielen sich nunmehr gleichzeitig ab, es wird der für die Nidation überflüssig gewordene Nährboden wieder abgebaut und sofort wieder eine neue Geschlechtsperiode eingeleitet. Ich bin hiermit fast genau zu jenem Schlussatz gelangt, mit welchem Hitschmann und Adler die Menstruation charakterisieren: „Es bedeutet die Blutung nur die letzte Phase der cyklischen Entwickelung der Uterusmucosa, die Rückbildung der nahezu decidual gewordenen Schleimhaut, die Einleitung zu einem neuen Cyklus, zu den neuen

Vorbereitungen für die Aufnahme eines befruchteten Eichens."

Diesem Satz gegenüber stelle ich nun meine Definition der Brunstblutung: Sie ist der höchste Ausdruck eines hyperämischen Zustandes, welcher die mit Wachstumserscheinungen einsetzende neue Geschlechtsperiode einleitet. Hingegen fehlt jeder Grund, sie mit irgendwelchen Rückbildungserscheinungen in Beziehung zu bringen. Die Brunst präsentiert sich also, wobei das Symptom der Blutung besonders berücksichtigt wurde, nur als eine Teilerscheinung eines menstruellen Prozesses. Die Rückbildungsvorgänge der Schleimhaut, welche als Hauptanteil zum Wesen der Menstruation gehören, spielen sich bei der Hündin erst einige Wochen nach der stattgehabten Blutung ab, nachdem vorerst der Oestrous, die Ovulation und die Bereitung eines Nährbodens zur Nidation stattgefunden hat. Von der folgenden Brunst ist dieses Stadium der Rückbildung durch eine lange Ruhepause getrennt.

Meinem hochverehrten Chef und Lehrer Herrn Hofrat Prof. Dr. Polansky sage ich hiermit meinen wärmsten Dank für die mir in jeder Hinsicht zuteil gewordene Förderung meiner Arbeit, ebenso Herrn Prof. Dr. Günther für das meinen Untersuchungen entgegengebrachte Interesse und die stets gerne gegebenen wertvollen Ratschläge.

Ausserdem danke ich den Herren Prof. Dr. Tandler und Prof. Dr. Grosser für das freundliche Entgegenkommen, mit welchem sie mich beim Studium der einschlägigen Literatur unterstützten.

Literaturverzeichnis.

1. Bayer, Die Menstruation in ihrer Beziehung zur Konzeptionsfähigkeit. Strassburg 1906.
2. Beiling, Beiträge zur makroskopischen und mikroskopischen Anatomie der Vagina und des Uterus der Säugetiere. Archiv f. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 67. 1906.
3. Bonnet, Beiträge zur Embryologie des Hundes. Anat. H. 20. 1903.
4. Bryce and Teacher, Contributions to the study of the early development and imbedding aft the human ovum. Glasgow 1908.
5. Duval, De la régéneration de l'épithelium des cornes utérines après la parturation. C. r. de la société de biologie Ser. IX. 1890.
6. Ellenberger, Handbuch der vergleichenden Histologie der Haussäugetiere. 1887.
7. — Vergleichende anatomische Untersuchungen über die histologische Einrichtung des Uterus der Tiere. Archiv f. wissenschaftl. u. prakt. Tierheilk. Bd. 5. 1879.
8. Ellenberger-Günther, Grundriss der vergleichenden Histologie der Haussäugetiere. 1908.
9. Friedländer, Physiologisch-anatomische Untersuchungen über den Uterus. Leipzig 1890.
10. Frommel, Beitrag zur Histologie der Eileiter. Verhandl. d. deutsch. Gesellsch. f. Gynäkol. I. Vers. München 1886.
11. Gebhard, Pathologische Anatomie der weiblichen Sexualorgane. Leipzig 1899.
12. Heape, The „Sexual Season" of Mammals and the Relation of the Prooestrum to Menstruation. Quart. Journ. of Microscop. Science.
13. Heinricius, Über die Entwickelung und Struktur der Placenta beim Hund. Arch. f. mikrosk. Anat. 33. 1889.
14. Hitschmann und Adler, Der Bau der Uterinschleimhaut des geschlechtsreifen Weibes mit besonderer Berücksichtigung der Menstruation. Monatsschr. f. Geburtsh. u. Gynäkol. Bd. 27. H. 1. 1908.

15 Hitschmann und Adler, Die Lehre von der Endometritis. Zeitschr. f. Geburtsh. u. Gynäkol. Bd. 55
16. Holzbach, Vergleichend-anatomische Untersuchungen über die Tubenbrunst und die Tubenmenstruation. Zeitschr. f. Geburtsh. u. Gynäkol. Bd. 61. 1908.
17. Hörmann, Über das Bindegewebe der weiblichen Geschlechtsorgane II. Arch. f. Gynäkol. Bd. 84. 1907.
18. Kiersnowski, Die Regeneration des Uterusepithels nach der Geburt. Anat. H. 4, 1894.
19. Kolster, Weitere Beiträge zur Kenntnis der Embryotrophe bei Indeciduaten. Anat. H. Abt. I. 1903.
20. Kondratowicz, Beiträge zur Histologie des schwangeren Uterus. Russisch. 1865. Refer.: Hoffmann u. Schwalbe. 1875.
21. Mandl, Über den feineren Bau der Eileiter während und ausserhalb der Schwangerschaft. Monatsschr. f. Geburtsh. u. Gynäkol. Bd. 5. 1897.
22. Marshall and Jolly, The oestrous cycle in the Dog. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B. 1906.
23. Noll, Beiträge zur Kenntnis des Raubtieruterus nach dem Wurf. Anat. H. 5. 1895.
24. Retterer, Sur les modifications de la muqueuse utérine à l'époque du rut. C. r. de la société de biologie. Vol. 4 (1892). Refer.: Hoffmann u. Schwalbe 1892.
25. Schmaltz, Lehrbuch der tierärztlichen Geburtshilfe von Carsten-Harms. I. Teil.
26. Solowieff, Über die Veränderungen der Gebärmutterschleimhaut bei Hunden während der Brunstzeit. Medicinnsky Wjestnik. 1872. Refer.: Hoffmann u. Schwalbe 1872.
27. Storch, Untersuchungen über den feineren Bau des Uterus der Haustiere. Österr. Zeitschr. f. wissenschaftl. Vet.-Kunde. 4. 1892.
28. Strahl, Der puerperale Uterus der Hündin. Anat. H. 5. 1895.
29. — Untersuchungen über den Bau der Placenta. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1889.
30. Theilhaber, Die Variationen im Bau des normalen Endometriums und die chronische Endometritis. Münchener Medizin. Wochenschr. 1907. Nr. 23.
31. Turner, The comparative anatomy of the placenta. Refer. Hoffmann and Schwalbe 1876.
32. van Herwerden, Beitrag zur Kenntnis des menstruellen Zyklus. Monatsschr. f. Geburtsh. u. Gynäkol. 1906.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 17.

Darstellung der cyklischen Veränderungen an ganzen Querschnitten vom Endometrium bei 10facher Vergrösserung zur Orientierung über den Gehalt der Mucosa an Drüsen und deren Anordnung:

Fig. 1. Brünstige Schleimhaut, Versuchshund B, Beginn der Blutung: Zwischen den deutlich ausgeprägten Krypten und der peripheren Schichte der gewundenen Drüsenenden eine ziemlich breite, drüsenarme Zone. In der Umgebung der Krypten Blutungen.

Fig. 2. Schleimhaut im Stadium der Drüsenhyperplasie, Versuchshund B: Der ganze Querschnitt ist erfüllt von den Schnittbildern der dicht gedrängt stehenden, stark gewundenen Drüsen.

Fig. 3. Schleimhaut im Beginne der Rückbildung, Versuchshund B: Die Schleimhaut ist niedriger geworden, die Krypten und oberflächlichen Drüsenanteile haben ein weites Lumen. Die Schläuche in der Tiefe in Reduktion begriffen.

Fig. 4. Schleimhaut am Ende der Rückbildung, Versuchshund B: Die Drüsenmasse ist bedeutend reduziert, der Schnitt zeigt ziemlich gleichmässig verteilte Drüsenschnittbilder in weiten Abständen.

Fig. 5. Ruhende Schleimhaut, Versuchshund C: Unter der Oberfläche eine schmale Zone schlanker Krypten. Die langen Drüsen weitgehend reduziert. Das Bindegewebe unter der Oberfläche stellenweise stark verdichtet.

Tafel 18.

Schleimhautpartien bei 65facher Vergrösserung, die Verschiedenheit der Drüsengestaltung und die Verschiedenheiten in der Struktur des Bindegewebes in einzelnen Stadien der cyklischen Bewegung darstellend:

Fig. 6. Drüsen aus der Zeit der Brunst, Versuchshund D (aus einem ganzen Querschnitt): Die oberflächlichen Anteile der langen Drüsen verlaufen

gestreckt und beginnen sich erst nahe der Peripherie in Windungen zu legen; Drüsenepithel ziemlich hoch; das gequollene Bindegewebe bildet ein gleichmässiges Maschwerk.

Fig. 7. Drüsen im Beginne der Hyperplasie, Versuchshund D (aus einem Längsschnitt): Die infolge der hohen Epithelauskleidung sehr starken Drüsen beginnen sich schon unter der Oberfläche zu winden und teilen sich schon in geringer Tiefe in stark geknäuelte Äste; das Bindegewebe ist noch immer gequollen, doch dichter gefügt wie zur Zeit der Brunst.

Fig. 8. Schleimhautpartie im Beginne der Rückbildung, Versuchshund B (aus einem Querschnitt): Das Epithel der Krypten abgeschmolzen, daher ihr Lumen weit. Das Drüsenepithel in der Tiefe in Reduktion begriffen; die langen Drüsen vielfach stark gewunden. Das Bindegewebe hat einen faserigen Charakter.

Fig. 9. Drüsen in der ruhenden Schleimhaut, Versuchshund C (aus einem Querschnitte): Unter der Oberfläche die schlanken Krypten. Die langen Drüsen verlaufen nahezu gestreckt; auch an der Peripherie sind ihre sonst vorhandenen starken Windungen weitgehend ausgeglichen. Das Epithel der Drüsen sehr niedrig, das Kaliber derselben sehr eng. Das Bindegewebe stellt ein zartes, stellenweise sehr weitmaschiges Reticulum dar, das deutlich an Drüsen und Gefässen zu Scheiden verdichtet ist.

Tafel 19.

Die cyklischen Veränderungen am Oberflächen- und Kryptenepithel, dargestellt bei 270facher Vergrösserung:

Fig. 10. Krypten aus der Zeit der Brunst, Versuchshund B: Oberflächen- und Kryptenepithel hoch; in letzterem Intercalarzellen; in der Krypte links Mitosen.

Fig. 11. Krypte aus der Zeit der Drüsenhyperplasie, Versuchshund B: Epithel sehr hoch; im Lumen der Krypte eingedicktes Secret.

Fig. 12. Oberflächen- und Kryptenepithel im Beginne des Rückbildungsstadiums, Versuchshund B: Oberflächenepithel zeigt die beginnende Fetttröpfcheneinlagerung, Kryptenepithel niedrig (cubisch).

Fig. 13. Mit Fetttröpfchen durchsetztes Epithel am Ende des Rückbildungsstadiums. Das Zellprotoplasma stellt ein bienenwabenartiges Maschwerk dar. Die Epithelkerne sonderbar zackig. An der freien Epitheloberfläche ein breiter Protoplasmasaum.

Fig. 13a zeigt bei 80facher Vergrösserung, wieweit die Fetteinlagerung in die Drüsen hineinreicht.

Fig. 14. Ruhendes, sehr niedriges Epithel der Oberfläche und Krypten von Versuchshund C.

Aus dem normal-anatomischen Institut in Kopenhagen.

BEITRÄGE

ZUR

MIKROSKOPISCHEN ANATOMIE UND HISTOLOGIE DER GALLENBLASE.

VON

AUGUST JURISCH,
PROSECTOR ANATOMIAE, KOPENHAGEN.

Mit 15 Textfiguren und 27 Figuren auf den Tafeln 20/26.

Die normale Histologie der Gallenblase wird in den gebräuchlichen Lehr- und Handbüchern am oftesten recht flüchtig erwähnt, indem die meisten sich zu kurzen und recht eintönigen Bemerkungen beschränken.

In neueren Abhandlungen findet man einzelne Abschnitte der Anatomie der Gallenblase, z. B. die Muskulatur bei Hendrickson, die Struktur der Wand von Sudler und Nerven und Ganglien von Dogiel behandelt. Obgleich sich mehrere Abhandlungen — am meisten doch von pathologisch-anatomischen Gesichtspunkten aus — (Müller, Schiff, Weltz, Bolay, Aschoff) mit der Frage von den Drüsen der Gallenblase beschäftigen, liegen keine modernen, eingehenden Untersuchungen über die normale Gallenblase beim Menschen und den Säugern vor, mit Ausnahme einer Arbeit aus Stöhrs Laboratorium, welche publiziert wurde, als meine Arbeit im wesentlichen abgeschlossen war (30).

Ebenso finden sich in der Literatur sehr abweichende Meinungen mit Rücksicht auf gewisse feinere, cytologische Verhältnisse des Epithels, z. B. Cuticula, Fettinfiltration und Secretion. Darum habe ich das Epithel und die Drüsen der Gallenblase beim Menschen und einigen Säugern untersucht, in der Meinung, dass genauere Kenntschaft zu diesen Verhältnissen nicht nur für die normale, sondern auch für die pathologische Anatomie wünschenswert wäre, denn die pathologischen Pro-

zesse, die sich in der Gallenblase abspielen, sind ja von hoher Bedeutung.

Material und Technik.

Ich habe Gallenblasen von erwachsenen Menschen in verschiedenen Lebensaltern, zum Vergleich auch zwei pathologisch veränderte Gallenblasen (Operationsmaterial), vom Menschenembryo (sechstes Monat) und neugeborenen Kindern untersucht. Weiter Gallenblasen von Hund, Katze (erwachsene und neugeborene), Ziegen, Lamm, Schwein, Kalb und Ochs, Meerschweinchen und Kaninchen (wie bekannt haben Pferd, Maus und Ratte keine Gallenblase). Das Menschenmaterial war mittelst Injektionen von Formalin (10%) möglichst schnell nach dem Tode fixiert, das Operationsmaterial in Formalin (4 und 10%). Die Gallenblasen der Tiere wurden möglichst schnell nach der Tötung in verschiedenen Flüssigkeiten, am oftesten conc. Lösung von Sublimat in Wasser oder physiologischem Kochsalz, Picrinsublimat oder conc. Picrinsäurelösung fixiert, hiernach Behandlung mit Alkohol in steigenden Concentrationen, Xylol-Paraffin- oder Celloidineinbettung.

Es ist ganz unmöglich, gewöhnliches Sektionsmaterial zu verwenden, denn das Epithel wird in sehr kurzer Zeit abgestossen, so dass man oft keine einzige Epithelzelle auf der Oberfläche findet; die möglich restierenden und die Wand im ganzen sind ganz und gar mit Galle imbibiert, für feinere Untersuchungen unbrauchbar. Die Fixierung mittelst postmortellen Formalininjektionen ist in den meisten Fällen hinreichend, — wenn es nur gelingt, die Fixierungsflüssigkeit in die unmittelbare Nachbarschaft der Gallenblase zu bringen; dies ist aber sehr schwierig, weil die Lage des Organs mit dem wechselnden Inhalt desselben, mit der Grösse und Form des Hepars, der Füllung der Därme, besonders des Colons vielfach variiert.

Es ist dann ziemlich schwierig, wohlconserviertes Material von Menschen zu bekommen. Aber auch mit der Gallenblase von Tieren zeigte es sich schwierig, eine tadellose Fixierung zu erreichen, obgleich jede Vorsichtsregel berücksichtigt wurde. Ich bekam die besten Resultate mit Sublimat für Gallenblasen von Laboratorientieren in solchen Fällen, wo man die Gallenblase 1—2 Minuten nach der Tötung einlegen konnte. Bei grösseren Tieren (Kalb, Ochs, Lamm, Schwein), wo immer etwas mehr Zeit vergeht, bis das Tier sich verblutet hat, das Fell abgezogen und Abdomen geöffnet ist, findet man oft auf grossen Strecken das Epithel abgestossen oder die Zellen schlecht fixiert, geschwollen, in Crypten und Drüsen dagegen, die mit der Galle nicht in Kontakt sind, wohlfixiert. Oft muss das Material kassiert werden. Die Gallenblasen wurden immer aufgeschnitten in die Fixierungsflüssigkeit niedergelegt; nur bei kleinen Tieren, deren Gallenblase eine dünne Wand hatte, wurde sie in unaufgeschnittenem Zustande fixiert (Kaninchen, Meerschweinchen).

Die Drüsen der Gallenblase.

Es ist lange eine Streitfrage gewesen, ob die normale Gallenblase Drüsen besitzt, besonders die menschliche, die uns ja am meisten interessiert. Es finden sich in der Literatur sparsame und stark divergierende Angaben, und in verschiedenen älteren und neueren Handbüchern wird die Frage nicht speciell für die Gallenblase behandelt; man spricht von Drüsen in den grösseren Gallengängen (z. B. Toldt, Schäffer, Stöhr). Andere Verfasser beziehen sich auf Luschka. Die französischen Handbücher erwähnen alle „Drüsen“, es sind aber — wie ich nachher zeigen werde — verschiedene Bildungen, die als „glandes“ bezeichnet werden, denn die Beschreibungen gehen sehr auseinander. Die richtige Deutung

der Beschreibungen wird meistens dadurch kompliziert, dass nur sehr sparsame Abbildungen vorliegen[1]).

Eine kurze Literaturübersicht wird die verschiedenen Angaben zeigen.

Die Drüsen der Gallenblase sollen nach Poirier (24) von Vicq d'Azyr entdeckt sein. Doch habe ich in Heisters Compendium anatomicum (12) „glandulae" notiert gefunden.

In der Arbeit aus 1857 (21) — die ausführlichste Untersuchung überhaupt — sagt Luschka, dass W. Theil die Drüsen der Gallengänge entdeckte; er fand dieselben in der Gallenblase nicht. Wedl auch nicht (beim Hasen, Hund, Ochs).

Gerlach (7) dagegen sagt: „Die Gallengangsdrüsen seien am spärlichsten in der Gallenblase und D. cysticus vorhanden."

In der ersten Ausgabe seines Handbuches der Gewebelehre (1852) sagt Koelliker, dass Drüsen in der Gallenblase fehlen (referiert Theil, Wedl, Gerlach). Er hat selbst zwei Gallenblasen mit negativem Resultat untersucht. In der Ausgabe von 1859: „. . . . in der Gallenblase, in welcher einige sie gesehen haben wollen, auf jeden Fall nicht konstant." In der Ausgabe 1863 und 1867 drückt er sich in derselben Weise aus; dann schreibt er aber weiter: „. . . . Nach Luschka liegen dieselben hier (in der Gallenblase) 6—15 an der Zahl, im submucösen Bindegewebe, messen kaum 1 mm und haben einen oft schief verlaufenden und geschlängelten Ausführungsgang."

Virchow erwähnt an den verschiedenen Stellen, wo er die Gallenblasenepithelien behandelt, gar nicht die Drüsen (38 a, b, c).

1) Die verschiedenen Beschreibungen scheinen auch ihre Ursache darin zu haben, dass etliche Untersucher pathologisch verändertes Material untersucht haben; bei gewissen Formen von Cholecystitis hypertrophiert die Schleimhaut und deren epitheliale Gebilde (Crypten und Drüsen) bedeutend, und Schlüsse aus solchen Fällen zu normalen Verhältnissen können gar nicht gezogen werden.



Fig. 15.

Luschka (21) behandelt die Frage in seiner Arbeit aus 1857. Er gibt die Zahl der Drüsen auf 6—15 an, oft nur auf 3—4; sie sind sehr klein, unregelmässig zerstreut, liegen in der Submucosa als kleine, flache, 1 mm breite, rundliche Klümpchen (Präparation mit Essigsäure). Der Typus ist acinös, die einzelnen Acini liegen zerstreut. Am gewöhnlichsten finden sich mehr oder weniger verästelte, mit grösseren oder kleineren höchst ungleichförmigen, länglich-runden Ausbuchtungen besetzte Schläuche, welche in wandelbarer Anzahl zu einem gemeinschaftlichen Ausführungsgange zusammenmünden. Der Ausführungsgang ist oft ausgezeichnet lang, mehrfach hin- und hergetragen und durchbohrt die Schleimhaut in meist schiefer Richtung. Es gibt sowohl nur sparsam verästelte Schläuche, deren Äste nur wenige rundliche, teils terminale, teils wandständige Ausbuchtungen besitzen, als auch Formen, welche eine überaus reiche Ramifikation darbieten. Auch bei diesen sind in der Regel weder die Äste, noch deren kürzere oder längere, bläschenartigen Anhänge dicht gelagert; im Gegenteil stehen sie ziemlich weit voneinander, so dass die ganze Drüse ein eigentümlich gespreiztes Ansehen gewinnt.

In seinem Lehrbuche gibt Luschka dieselbe Beschreibung, nur etwas verkürzt; er spricht dann auch von gewissen Hohlgebilden in den äusseren Wandschichten, von denen später die Rede sein soll.

Henle (13) spricht von spärlichen Schleimdrüsen und führt weiter Luschkas Ansichten an.

Krause (18) [1876] schliesst sich Luschka an.

Toldt (37) [1877] erwähnt nicht speciell die Gallenblase und spricht von einfachen Einstülpungen oder gestielten Blasen in den Gallengängen.

Stricker (34) referiert Luschkas Angaben.

Gegenbaur (6) [1883] führt „Schleimdrüsen nur in geringer Zahl in der Gegend des Halses“ an.

Stöhr (33) erwähnt nicht speciell die Verhältnisse der Gallenblase. Er führt an, dass die Gallenblase denselben Bau wie der D. hepaticus hat, und hier finden sich die Gallengangsdrüsen als kurze, birnenförmige Röhren mit Schleimzellen bekleidet.

Szymonowicz erwähnt spärliche Schleimdrüsen.

Zenker (40) [1889] findet Einstülpungen in der Schleimhaut, mit Cylinderzellen bekleidet; weil sie am oftesten im Querschnitt gesehen werden, können sie oft Drüsengängen ähnlich sehen und beim ersten Anblick konnte die Schleimhaut aussehen, als ob sie sehr drüsenreich war. Dies ist jedoch nicht der Fall; die echten Drüsen sind sparsam, ihre Existenz wird sogar von etlichen Verfassern verneint. Es sind acinöse Schleimdrüsen. Er selbst fand in zahlreichen Präparaten nur 2, 0,4 mm im Diameter. Er gibt nicht an, in welchem Teile der Gallenblase die Drüsen sich fanden; auch gibt er keine genauere Beschreibung, noch Abbildungen derselben.

Janowskis (16) [1891] Abhandlung über Cholelithiasis enthält auch einen kurzen Bericht über vier normale Gallenblasen, die er zum Vergleich untersucht hat. „In einigen (scheinbar nicht in allen) Gallenblasen fanden sich in der Nähe des Halses eine geringe Menge von kurzen und engen Schleimdrüsen".

Steiner (32) erwähnt die Drüsen gar nicht.

Weltz (39) [1894] meint, dass Luschka dieselbe Bildung wie Rokitansky erwähnt, nämlich Ausbuchtungen der Schleimhaut. Er findet Crypten und schlauchförmige Drüsen mit einschichtigem Cylinderepithel; an einer anderen Stelle „Drüsen, die mächtige Ausläufer in das sie umgebende Gewebe senden"; sie werden später als Adenome erwähnt. Er fand keine Drüsen im Fundus der normalen Gallenblase.

Müller (23) [1895] fand bei sorgfältigen Untersuchungen niemals Drüsen in der normalen Gallenblase. Übrigens fand

er in der Muscularis und ausserhalb derselben zahlreiche Drüsenlumina mit Cylinderepithel, sehr verschieden in Grösse und Form, einige derselben stark dilatiert. Er sagt ausdrücklich, dass sie von den echten Drüsen verschieden sind, weil die Höhe des Epithels variierend und das Lumen viel weiter ist.

Schiff (29) [1898] fand in einem von fünf Fällen „eine grosse Anzahl drüsiger Gebilde, meistens auf dem Quer- oder Schrägschnitt getroffen und ebenfalls von einem hohen cylindrischen Epithel ausgekleidet. Auf einem Längsschnitt sieht man, dass es nicht einfache tubulöse, sondern acinöse Drüsen sind.

Bolay (2) [1899] hält die Invaginationen für echte tubuläre Drüsen; sie finden sich in den meisten Fällen. Acinöse Drüsen traf er unter 29 normalen Gallenblasen sechsmal, dreimal auch Luschkas Drüsen in der Serosa. Von den sechs Fällen betrafen drei Kinder im ersten Lebensjahre. Von 16 Fällen mit Gallensteinen fehlten acinöse Drüsen einmal, sonst fanden sie sich proportional mit dem Alter des Prozesses und der Hypertrophie der Schleimhaut.

Sudler (35) erwähnt „tubular glands" beim Hunde, zahlreich sind sie bei Schwein und Ochs. Die Verhältnisse beim Menschen werden nicht erwähnt.

Rauber (25) [1902] sagt: „Die Wandung der Gallenblase zeigt im ganzen den Bau der grossen Gallengänge", und hier beschreibt er „meist einfache, kurze, aber auch zusammengesetzte Schläuche, die mit Schleimzellen ausgekleidet sind".

Aschoff (1) hat Drüsen im Corpus von normalen oder beinahe normalen Gallenblasen vollständig vermisst. Im Collum fand er, „wie alle Untersucher", echte, einfache oder verästelte tubuläre Drüsen, die im D. cysticus grösser werden. Die Zellen sind cylindrisch mit plattgedrückten Kernen und grosswabigem, kaum färbbarem Protoplasma. Andere Zellen sind dunkler, der Kern liegt mehr median, sie sind also denen der Oberflächen-

epithelien ähnlich. Eine sichere Schleimreaktion konnte er nicht erlangen. Weiter fand er — und dieser Fund interessiert ihn weit mehr als die Drüsen — „bis in die Muskelschicht reichende Einsenkungen des Oberflächenepithels, oft in deutlicher Beziehung zu den Gefässdurchschnitten durch die Muskelhaut . . . Das sind die Luschkaschen Gänge, die schon Luschka fast niemals vermisste". Diese Gänge hypertrophieren bei Cholelithiasis. Das sind die von Müller, Tornquist usw. erwähnten Drüsen. Er fügt hinzu: „Leider ist die Beschreibung Luschkas nicht ganz eindeutig. Ausser den echten Drüsen gibt es noch zwei Arten von Kanälen in den äusseren Schichten, aberrierte Gallengänge ohne Beziehung zum Lumen der Gallenblase, zweitens die vom Lumen ausgehenden Luschkaschen Gänge".

Unter den französischen Verfassern führt Sappey Drüsen beim Menschen, Hund und Kaninchen an; sie sind denen der grossen Gallengänge ähnlich, über die ganze Schleimhaut zerstreut und enden in der Nähe der Muscularis mit einer variierenden Anzahl von Blasen (utricules). Beim Menschen sind sie klein und wenig entwickelt.

Raynal (26) beschreibt nur im Collum kleine Öffnungen der Drüsenausführungsgänge.

Poirier (24) schreibt, dass die Drüsen von Vicq d'Azyr entdeckt sind; es finden sich nur wenige und kleine. Einige bilden einfache Tubuli, andere liegen in der Muscularis als echte Drüsen (véritables glandes en grappes); die grössten erreichen eine Grösse von kaum 1 mm. Das Epithel des Ausführungsganges ist dem der Oberfläche ähnlich, das Epithel der tieferen Abschnitte dem der Schleimdrüsen.

Renaut (26a) [1899] findet beim Menschen, Hund und Kaninchen kleine Einstülpungen (simples depressions) mit cuticular-bekleideten Zellen, aber keine echten Drüsen.

Testut (36) führt „diverticules pseudo-glandulaires",

Crypten von verschiedener Form und Grösse, die sich in die Tunica propria einsenken. Es sind Crypten ohne specielle Funktion, sie sind sparsam und wenig entwickelt.

Es wird aus dieser Literaturübersicht hervorgehen, dass die Frage von den Drüsen, besonders beim Menschen, gar nicht sicher gelöst ist. Die meisten Lehr- und Handbücher referieren Luschkas Ansicht als die ausführlichste; viele Untersucher haben mit pathologisch verändertem Material gearbeitet (Schiff, Weltz, Aschoff); weiter sind die Beschreibungen kurz und Abbildungen fehlen in mehreren Lehrbüchern (Koelliker, Rauber, Gegenbaur, Testut z. B.), und in den meisten Specialabhandlungen (z. B. Janowski, Zenker, Müller, Weltz); und wie ich hervorgehoben habe, wird die Vergleichung der verschiedenen Anschauungen durch diesen letzten Umstand besonders erschwert, denn es sind ja augenscheinlich ganz verschiedene Bildungen, die als „Drüsen" bezeichnet werden. Aschoff, welcher die Luschkaschen Gänge in pathologischen, aber nicht in normalen Gallenblasen und auch nicht die echten Drüsen dieser letzten abbildet, hat sicher recht, wenn er behauptet, dass die von Müller, Schiff, Weltz u. a. erwähnten „Drüsen" die hypertrophischen „Luschkaschen Gänge" in Quer- und Schrägschnitt getroffen und nicht echte Drüsen sind. (Diese Drüsenähnlichkeit der Crypten hat auch bereits Zenker observiert, und Müller macht auch einen Unterschied zwischen echten Drüsen und den hypertrophischen Crypten, die er aber auch als „Drüsenlumina" bezeichnet.) Alle diese Verfasser sprechen augenscheinlich von denselben Gebilden; diese stehen mit Aschoffs Bildern in sehr guter Übereinstimmung und umgekehrt zeigen sie keine Ähnlichkeit mit Luschkas Beschreibung[1]). Die ausführlichste ältere Beschreibung ist die von Luschka; sie behandelt die echten sparsamen Drüsen, aber nicht andere

[1]) Bolays Arbeit ist mir leider nur im Referat bekannt.

Bildungen des Oberflächenepithels; die ausführlichste neuere ist die von Aschoff, der echte Drüsen im Collum von epithelbekleideten Einstülpungen in Tunica propria und Muscularis von unregelmässiger Form und Grösse, über die ganze Schleimhaut zerstreut, unterscheidet. Er legt die grosse pathologische Bedeutung derselben mit Rücksicht auf die Frage von Perforation klar. Dagegen scheint es mir, dass Aschoff nicht das Rechte getroffen hat, wenn er diesen Einstülpungen den Namen „Luschkasche Gänge" gibt, weil Luschka meiner Meinung nach gar nicht diese Gebilde erwähnt hat, weder in seiner Abhandlung in Zeitschr. f. rat. Med., noch in seinem Lehrbuche. Aschoff schreibt wie oben angeführt: „Leider ist die Beschreibung Luschkas usw."; Luschka aber schreibt (Lehrbuch l. c.), nachdem er die Drüsen beschrieben hat: „Von diesen unzweifelhaft drüsigen Bestandteilen der Gallenblase müssen anderweitige Hohlgebilde unterschieden werden, welche ich in der bereits dichter gewordenen Zellstoffschichte ihrer Wand, namentlich auch an der von dem Peritoneum bekleideten Seite niemals gänzlich vermisse. Es sind ungleich weite, den Bealschen Leberschläuchen nach Form und Grösse einigermassen ähnliche Gänge, die mehrfach anastomosieren" . . . . „Eine offene Zusammenmündung dieser Röhren mit irgendwelchem Raume habe ich nicht gefunden und bin der Meinung, dass sie der Wand der Gallenblase anhaftende metamorphosierte Reste derjenigen embryonalen Grundlage darstellen, aus welcher die Leberzellennetze hervorgegangen sind." Er sagt also ausdrücklich, dass diese „Röhre" nicht in irgendwelchen Hohlraum einmünden, also auch nicht in den der Gallenblase, und er sagt gar nicht, dass sie sich vom Lumen aus in die äusseren Schichten der Wand ausstülpen, so wie die von Aschoff beschriebenen Gänge es tun. In der Abhandlung werden nur Drüsen mit Ausführungsgängen beschrieben, übrigens schreibt er von den

Falten der Schleimhaut, an deren Basis sich wieder Falten und Maschenräume bilden und dann sagt er: „Von diesem feineren Netzwerk glaubte Huschke, dass es den Übergang zu den aggregierten Drüsen darstelle und einer reichlichen Schleimabsonderung vorstehe.“ Er tangiert denn nur die Frage und beschreibt nicht Gebilde, die den Luschkaschen Gängen ähnlich sind.

Von den französischen Verfassern beschreiben Testut und Renaut Crypten, einfache Einstülpungen des Oberflächenepithels; Sappey die echten Schleimdrüsen und Poirier vermischt beide Gebilde. Die Untersuchungen an Tieren sind am meisten von älteren Verfassern vorgenommen (Wedl, Theil, Gerdach); Sudler erwähnt sehr kurz „tubular glands“ beim Hunde; die meisten modernen Verfasser (Janowski, Zenker, Müller, Bolay, Aschoff usw.) haben nur Material von Menschen untersucht.

Eigene Untersuchungen.

Ich werde nun die Resultate meiner eigenen Untersuchungen über die Drüsen der menschlichen Gallenblase geben; die Drüsen, die nach Luschka über die ganze Gallenblase zerstreut sind, nach den meisten anderen Verfassern nur im Collum, in manchen Fällen aber gar nicht gefunden sind. Die Ursache dieses abweichenden Fundes muss in dem Umstande gesucht werden, dass die Drüsen klein sind (Luschka, Aschoff), dass das Organ, in welchem sie sich finden, eine recht grosse Oberfläche hat, eine so grosse, dass eine genauere Untersuchung derselben in toto mittelst der gewöhnlichen Schnitt-

methoden, welche die modernen Untersucher (z. B. Janowski) gebraucht haben, eine so mühsame und zeitraubende Arbeit ist, die man nur schwierig mit einem grossen Material zu Ende bringen kann. Das Verhältnis lässt sich mit dem der Drüsen in Vesica urinaria vergleichen.

Ich habe daher vorgezogen, ein kleineres Material sehr eingehend zu untersuchen, so dass ich Schnitte aus dicht beieinander liegenden Stellen der ganzen Gallenblasenschleimhaut zu sehen bekam. Dabei musste ich Resultate erhalten, die für die untersuchten Fälle sicher waren, und vielleicht konnte man sich auch erlauben, weitere Schlüsse daraus zu ziehen, z. B. wenn alle genau untersuchten Fälle dasselbe Verhältnis zeigten, oder wenn sie so verschiedene Verhältnisse ergaben, dass der Fund ganz bestimmt für individuelle Variationen sprach.

Ich habe dann fünf normale Gallenblasen von Erwachsenen in verschiedenen Altern, eine fötale und sechs Gallenblasen von Neugeborenen in ihrer ganzen Ausstreckung untersucht. Mein Verfahren war folgendes: Die Gallenblasen von Erwachsenen wurden in verschiedenen Teilen, Collum, Corpus nächst Collum, Corpus nächst Fundus und Fundus eingebettet und die Stücke dann untersucht, teils in Serien, teils in der Weise, dass ich einen Schnitt nahm, dann $^1/_3$—$^1/_2$—1 mm (oder nur $^1/_{10}$—$^1/_5$ mm) von dem Block abschnitt, wieder einen Schnitt nahm und so weiter, bis das ganze Material bis auf kleine Reste durchgearbeitet war[1]). Die Schnitte waren teils Quer-, teils Flächenschnitte; sie wurden mit Eisenhämatein (Hansen) oder Toluidinblau und Mucicarmin gefärbt. Die kleinen Gallen-

[1]) Zum Beispiel kann ich anführen, dass ich von den drei ersten Gallenblasen folgende Anzahl Schnitte nahm:

	Fundus	Corpus	Collum
Gallenblase Nr. I.	129	154	88
„ „ II.	108	142	132
„ „ III.	100	139	71

blasen Neugeborener wurden ebenso behandelt, doch schnitt ich hier oft lange Serien, z. B. Fundus und Collum in toto. Ich darf wohl dann behaupten, dass ich die meisten qmm der Oberfläche gesehen habe. In der Weise behandelt, meinte ich, dass mein kleineres Material einSupplement zu Bolays und Aschoffs Untersuchungen bilden konnte, in welchen das grosse Material sicher nicht einer so genauen Untersuchung unterworfen werden konnte. Wenn man mit Sicherheit zeigen soll, dass die Gallenblase oder gewisse Teile derselben keine Drüsen enthalten, dann gibt eine solche Untersuchung eine eindeutige Antwort, selbstverständlich nur für diesen einen Fall geltend. Und wenn es sich zeigen sollte, dass das Verhältnis individuellen Variationen unterworfen ist, und dies ist ziemlich denkbar, weil die Gallenblase nicht ein Organ ist, das für das Leben absolut notwendig ist und die Drüsen der Wandung auch kaum notwendig für das Organ selbst, denn das Oberflächenepithel und die Crypten konnten ja um so mehr Schleim secernieren, wenn die Drüsen fehlten — dann wird die genauere Entscheidung der Frage sehr schwierig. Besonderen Wert habe ich auch auf die Untersuchung von Gallenblasen Neugeborener gelegt, indem dieselben sich von grossem Interesse vermittelst des verschiedenen Aussehens der Schleimhaut zeigten. Endlich habe ich supplierende Untersuchungen an Tieren gemacht.

Es zeigte sich, dass die fünf Fälle von Erwachsenen verschiedene Verhältnisse der Drüsen zeigten.

Nr. I (jüngeres Weib, † Phthisis) zeigte über die ganze Gallenblase zerstreut, sowohl in Collum als in Corpus und Fundus, kleinere und grössere Drüsen; die des

Nr. II (Weib, † Tabes, 45 Jahre) hatte Drüsen nur in Collum und dem angrenzenden Teil des Corpus;

Nr. III (Mann, 83 Jahre) und Nr. V (Mädchen, † Phthisis, 15 Jahre alt) nur im Collum auf den Falten.

Nr. IV (Mann, 30 Jahre, † Phthisis) zeigte in zwei von zahlreichen Schnitten aus Fundus eine Drüse, sonst war die ganze Gallenblase frei von Drüsen.

Von den Gallenblasen Neugeborener zeigten bisher drei Bildungen, die ich als Drüsenanlage deute; zwei reichlich im Collum und angrenzenden Teil des Carpus, sparsam in Fundus; eine gar nicht in Collum, dagegen an mehreren Stellen in Fundus; vier haben bisher keine Drüsenanlage gezeigt; ich hebe doch hervor, dass die Untersuchungen noch nicht abgeschlossen sind.

Ich werde nun die Auffassung, die ich bei meinen eigenen Untersuchungen und dem Studium der Literatur von den epithelialen Gebilden der Gallenblase bekam, auseinanderlegen; zuerst muss ich aber hervorheben, dass ich stets ein offenes Auge für mögliche pathologische Veränderungen gehabt habe; das Material ist sorgfältig mit Rücksicht auf Steine, Adhärenzen, Belegungen und anderen Veränderungen der Serosa mit negativem Resultate untersucht worden, und in den einzelnen Schnitten habe ich gleichfalls genau auf Ulcerationen, massenhafte Leucocytendurchwanderung oder -Anhäufung in der Schleimhaut und in den Crypten untersucht.

Die innere Oberfläche der Schleimhaut ist nicht glatt, sondern mit Cristae besetzt, welche, indem sie sich kreuzen, ein Maschengewebe erzeugen. Die Räume, welche von diesen grossen Cristae begrenzt werden, haben selten einen glatten Boden, sie sind am häufigsten in kleineren Unterabteilungen mittelst eines Netzes von kleineren Cristae eingeteilt. Die Höhe und Dichte der Crista und damit die Grösse, Tiefe und Form der Maschenräume variiert vielfach in den verschiedenen Gallenblasen und auch in den einzelnen Teilen derselben Gallenblase; sie sind oft am grössten im Fundus. Einige grossen Cristae halten auf lange Strecken dieselbe Höhe, die meisten der kleineren tun dies aber nicht, sondern beginnen oft als

niedrige Kämme, die allmählich höher werden, indem sie gleichzeitig einen hufeisenförmigen Verlauf haben, werden dann nach und nach wieder niedriger und gehen in den Boden der Maschenräume über. Die kleinen Maschenräume werden also nicht auf allen Seiten, sondern nur auf einem Teil des Umkreises von den Falten umgeben, und sie haben dann eine Richtung nach unten, aber schief in die Schleimhaut oder die Basis einer grossen Crista. Dies also sieht man, wenn man die abgetragene, in Essigsäure geklärte Schleimhaut mit schwacher Vergrösserung beobachtet.

Die Cristae sind in Querschnitt sehr verschieden geformt, fingerförmig (Fig. 1, 9, 3, 4) oder nach oben knopfförmig verdickt, der obere Teil dann mit einer Art Hals von dem unteren Teil abgesetzt (Fig. 3, 4); andere haben eine breite Basis und kegelförmige Gestalt oder unregelmässige Konturen (Fig. 3, 1). Der untere Teil ist oft mit Crypten versehen, die in der Tunica propria liegen.

Unter der Oberfläche in Tunica propria liegen bald wenige, bald zahlreich epithelbekleidete Einstülpungen von sehr verschiedener Grösse und Form. Diese Einstülpungen des Oberflächenepithels — „Crypten“ — strecken sich in sehr verschiedener Ausdehnung schräg in die Tunica propria hinein, indem ihre Hauptrichtung einen sehr spitzen Winkel mit der Oberfläche bildet, so schräg, dass sie oft in zahlreichen Schnitten parallel der Oberfläche, im Querschnitt getroffen liegen, sich nur unbedeutend derselben nähernd; sie bilden also einen Gegensatz zu den Lieberkühnschen Crypten, die ja in der Hauptsache ziemlich lotrecht in die Tunica propria eindringen. An einigen Stellen sind sie so zahlreich, dass sie dicht nebeneinander liegen, oft auch so, dass 2—3 übereinander in verschiedener Tiefe der Tunica propria liegen; an anderen Stellen finden sie sich dagegen nur mit langen Zwischenräumen, und die Menge wechselt innerhalb einer Strecke von 1—2 cm oft bedeutend.

Die Form der Crypten ist verschieden, die allermeisten sind oval, andere mehr und mehr länglich, bis ganz langgestreckt und schmal; die ersteren Formen sind am seltensten.

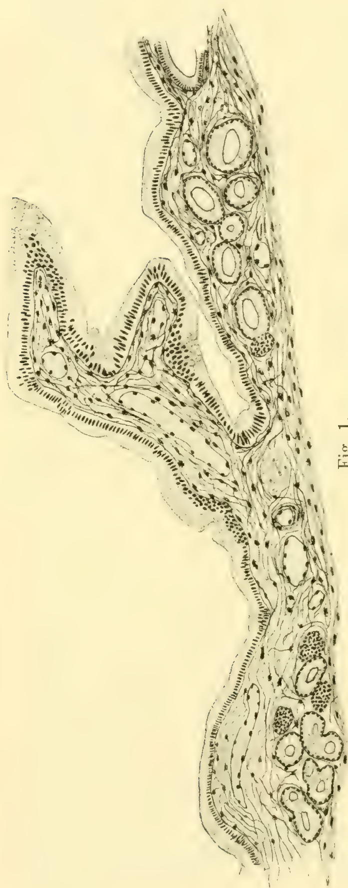


Fig. 1.

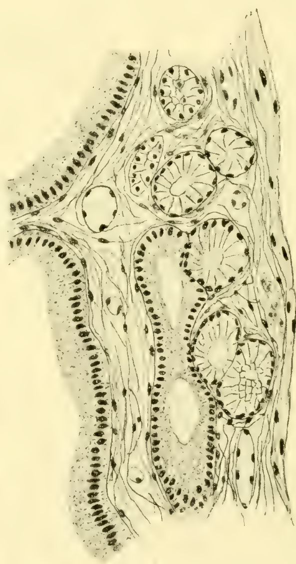


Fig. 2.



Fig. 16.

Der längste Diameter läuft immer parallel der Oberfläche der Schleimhaut, der kurze senkrecht derselben; die Crypten haben also zwei Längenseiten parallel der Oberfläche und zwei kurze



Fig. 3.

abgerundete Seiten oder Ecken senkrecht derselben. Das Verhältnis zwischen Länge und Breite ist sehr variabel (Tabelle). In der Basis der grösseren Crista finden sich oft kurzovale oder runde Crypten, ab und zu in so grosser Menge, dass sie sehr dicht mit schmalen Bindegewebssepta liegen.

Die Länge der Crypten von der Oberfläche bis an die Basis in Tunica propria ist sehr verschieden, die kürzesten liegen in den grösseren Cristae (Crypten auf Fig. 2, 6, 3, 5, 8).

Sie halten gern die Form (das Verhältnis zwischen den Diametern) recht unverändert in ihrem grössten Verlauf, doch können ab und zu Veränderungen eintreten, so dass sie von ovalen mehr langgestreckt werden und umgekehrt (so selbstverständlich, wenn zwei confluieren, die resp. nebeneinander oder nach unten oder nach oben voneinander lagen). Davon abgesehen, dass einige Crypten sich verzweigen oder nahe bevor sie münden, confluieren, ist die Form dann ziemlich einfach; Ausbuchtungen kommen nur vor, wenn Drüsen einmünden.

Die Crypten münden [1]) auf der freien Schleimhautoberfläche in der Weise, dass die Schichte der Tunica propria, die zwischen der Oberfläche und der oberen Wand des Ganges liegen, immer dünner werden, bis die zwei Epithelschichten erst auf einer kürzeren Strecke, darnach successive auf einer grösseren sich begegnen und darnach confluieren; man sieht dann nach und nach das Oberflächenepithel in das Epithel der Crypte übergehen und deren mittlerer Teil sich jetzt als eine Ausbuchtung der Oberfläche präsentieren, von zwei höheren oder niedrigeren, nach oben convergierenden Cristae begrenzt. Diese Cristae sind die Reste der oberen Wand, die noch zurückstehen, nach unten von welchen die lateralen Teile des Ganges noch in der Tunica propria liegen (Fig. 4). Nach und nach schreitet dieser Vorgang fort, so dass die ganze obere Wand verschwindet, indem die Reste der oberen Wand sich länger und länger von-

[1]) Der Prozess wird bei Fig. 4, 5, 9 illustriert.

einander zurückziehen; der Boden des früheren Ganges ist jetzt überall der Boden der kleinen Ausbuchtung der Schleimhaut und die zwei Seitenwände sind zu den zwei Cristae geworden, die diese Ausbuchtung — einen der kleinen oder kleinsten Maschenräume der Oberfläche — begrenzen. Hiermit sei nicht gesagt, dass eine Crypte von jedem kleinen Maschenraume ausgeht, und die grossen Maschenräume werden ja durch grosse Falten, die man eine lange Strecke unverändert verfolgen kann, abgegrenzt.

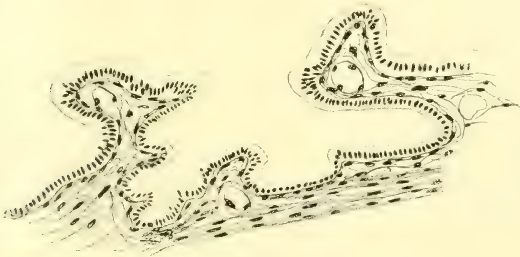


Fig. 4.

Wenn mehrere Crypten gleich über- oder nebeneinanderliegen, geschieht es oft, dass nicht jede für sich auf der Oberfläche mündet, sondern sie confluieren successive miteinander ganz nach dem beschriebenen Typus. Es bilden sich dann grössere Hohlräume gleich unter der Oberfläche und später grosse Ausbuchtungen von derselben von sehr verschiedener Form mit Konturen, auf welchen die übriggebliebenen Reste der Wände als Cristae prominieren und dabei die Zahl und Form der ursprünglichen Gänge erkennen lassen. Die schönen Bilder bieten von Schnitt zu Schnitt einen wechselnden Anblick (Fig. 4).

Die Crypten verlaufen also mehr oder weniger schräg nach unten durch die Tunica propria und machen an irgend einer

Stelle in derselben Halt, einige doch erst an der oberen Grenze der Muscularis in dem Bindegewebe hier, andere können sich aber auch so weit erstrecken, dass sie entweder kleine flache Impressionen in den obersten Muskelschichten bilden oder in dem Bindegewebe zwischen den Muskelzügen enden. Die Muscularis bildet nämlich nicht wie im Darme eine zusammenhängende, wohlabgegrenzte Schicht, sondern ist von vielen Muskelzügen, die mit Schichten aus Bindegewebe von sehr verschiedener Breite geschieden sind, gebildet. Die grösseren Gefässe verlaufen in besonders breiten Bindegewebszügen, die oft die ganze Muscularis in stark schräger oder lotrechter Richtung durchziehen. Die Crypten enden nun mit einer Basis, welche die Form und Grösse derselben ungefähr abspiegeln, indem man die Basis als eine längliche oder ovale Gruppe von Kernen, in dem folgenden Schnitte das Protoplasma mit Zellengrenzen in der Mitte und mehrere Schichten von Kernen nach aussen zieht (Fig. 8, 15).

Viele Crypten verlaufen ungeteilt, andere verzweigen sich entweder gleich vor ihrem Ende oder früher; sie teilen sich dann unter einem spitzen Winkel in 2—5 kleinere, ovale runde Röhren, die in einer Reihe parallel der Oberfläche zu liegen kommen, wenn sie später eine längliche Crypte bilden sollen; sie enden ungefähr an derselben Stelle, indem sie beinahe dieselbe Länge haben (Fig. 1). Am öftesten finden sich nur 2—3 Verzweigungen.

Ich habe die Crypten eingehend beschrieben auch aus dem Grunde, dass sie in genauem Verhältnis zu den sehr interessanten Bildungen, die Aschoff als „Luschkasche Gänge“ beschrieben hat, und zu den Drüsen stehen. Wie erwähnt, enden die allermeisten Crypten an oder in den äusseren Schichten der Muscularis. Aber einzelne von ihnen setzen sich durch die ganze Muscularis fort, den breiten Bindegewebszügen folgend, und sie liegen darnach in den Bindegewebsschichten,

welche die äussere Wand bilden; sie setzen sich hier weiter fort und enden in verschiedenem Abstand von der Serosa; oft gelangen sie dicht unter dem Serosaendothel. Das sind die Luschkaschen Gänge, Crypten, die nach aussen von der Muscularis liegen (Fig. 9, cfr. 12—13), in Bau und Form im ganzen den anderen Crypten ähnlich. Eine genaue Beschreibung würde eine Wiederholung werden; ausgesprochene Unterschiede zwischen den Luschkaschen Gängen und den anderen Crypten habe ich nicht gefunden. Sie fanden sich mit sehr verschiedener Häufigkeit in den Gallenblasen, oft mehrere auf einem kleinen Bezirke; sie waren im ganzen sparsam in Zahl; in Gallenblase Nr. III (81 Jahre, Mann) fand ich sie gar nicht[1]). Sonst fand ich die Gänge in den übrigen Gallenblasen in allen Teilen derselben zerstreut.

Es sind diese Luschkaschen Gänge, die in gewissen Fällen von Cholecystitis in hohem Grade hypertrophieren, grosse Streckungen der Schleimhaut durchweben, sich sowohl in Tunica propria als in Muscularis und den äusseren Schichten breitend. In einem Falle, den ich untersuchte, war der Vergleich mit einem Adenom durchaus zulässig, denn grosse Partien der Schleimhaut waren ganz maschenförmig mit Lumina der verschiedensten Form und Grösse, die unter sich anastomosieren, durchgewebt. Dass sie für Drüsen gehalten werden können, ist mir verständlich; hat man aber die Unterschiede zwischen ihnen und den echten Drüsen einmal klargelegt, wird man sie nicht verwechseln, denn die Unterschiede sind prägnant.

Die Begrenzung der Crypten und der Luschkaschen Gänge wird von einem hohen einschichtigen Cylinderepithel gebildet; nach aussen von diesem ordnen sich die Bindegewebszüge

---

1) Ich bemerke dieses, weil Lubarsch (20) die Aufmerksamkeit auf starke Epithelproliferationen, die sich in mehreren senilen Gallenblasen finden, gelenkt hat. Die Proliferationen bilden dichtgestellte Massen epithelbekleideter Hohlräume von sehr verschiedener Form, so dass das Bild einem Adenom ähnlich ist.

circulär zu einer Begrenzung, die allmählich in das übrige Stroma der Tunica propria übergeht. Die innersten Züge sind zu einer Basalmembran ausgebildet. Von Variationen in Form und Grösse abgesehen sind die epithelialen Einstülpungen nach diesem einfachen Plane gebaut.

In den Crypten münden die Drüsen, wenn solche sich finden. Die Bildungen, die ich als Drüsen bezeichne, zeigten

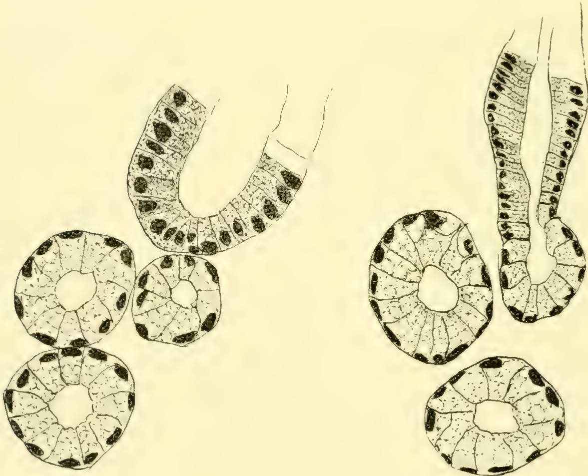


Fig. 5. Fig. 6.

immer denselben Bauplan und dieselbe Tinctibilität. Von Drüsen meine ich vier verschiedene Typen, die aber nur verschiedene Entwickelungstufen sind, unterscheiden zu können.

Es fanden sich hie und da in den Wänden der Crypten kleine, kugelförmige oder ovale Ausbuchtungen mit pyramidenförmigen Zellen bekleidet; der ganze Zellenleib ist eine klare wabenförmige Masse, die Schleimreaktion gibt; die Kerne liegen plattgedrückt an der Basis. Diese Ausbuchtungen können

als alveoläre Einzeldrüsen aufgefasst werden; sie prominieren nur wenig, verzweigen sich nicht und finden sich an verschiedenen Stellen der Crypten, sowohl in der Nähe der Basis als der Mündung, ab und zu mit ihrer Basis an der Basalmembran der Oberfläche anstossend. Sie waren im ganzen sparsam entwickelt.

Ausserdem fanden sich bei den Crypten runde oder ovale Tubuli mit recht grossem Lumen (siehe Tabelle), bald ganz dicht an den Crypten, bald etwas länger von ihnen liegend, aber immer so, dass man vorher wissen konnte, zu welchen Crypten sie gehörten. In Serien sah man, dass sie immer in den Crypten einmünden, sowohl auf deren unterster Wand (ich habe sie niemals an der oberen Wand gesehen), als am häufigsten an den beiden Enden, niemals münden sie auf der freien Oberfläche. Ihre Zahl ist verschieden, 1—5; sie münden entweder jeder Tubulus für sich (Fig. 7—8, 15) in verschiedener Höhe der Crypte, oder ein Paar dicht beieinander liegende confluieren und münden dann mit einem kurzen Gange. Sie nähern sich den Crypten immer unter einem sehr spitzen Winkel, an den Enden bildet der Tubulus nach der Mündung eine runde Ausbuchtung, von der Crypta noch mittelst einer kleinen Einkerbung abgesetzt. Sie fanden sich bald mehr sparsam, so dass nur eine Crypte in einem Schnitte solche zeigte; bald zeigten sie aber in einem Schnitte derselben Länge 2—3 Crypten. Die Tubuli halten während ihres Verlaufes ungefähr denselben Diameter sowohl der Wand als des Lumens. Die Zellen sind von denen der Crypten immer deutlich verschieden, indem sie grösser sind und Schleimzellen in allem ähnlich sind (Fig. 5—6). Sie färben sich mit Schleimfarbstoffen schön.

Der dritte Typus der Drüsen war eine weitere Entwickelung der eben erwähnten. Die Drüsen bildeten eine grössere Menge Tubuli, die in der Nähe einer Crypte lagen. In dieser Crypte mündeten sie nach und nach ein, am häufigsten nahe der

Basis. Sie liegen entweder sehr dicht an der Crypte, können diese ganz umgeben (Fig. 8), oder sie sind mehr zerstreut;

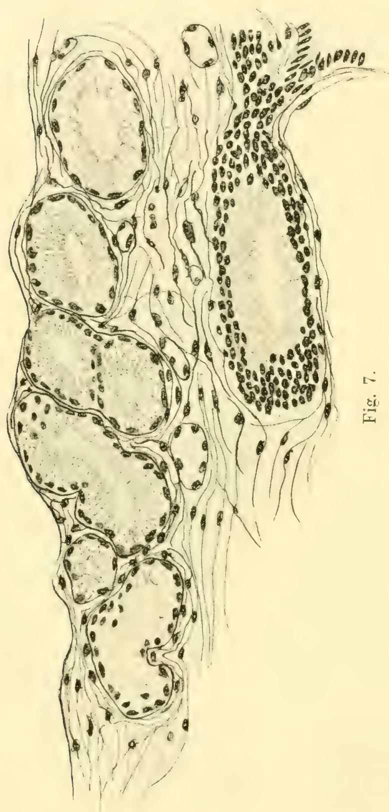


Fig. 7.

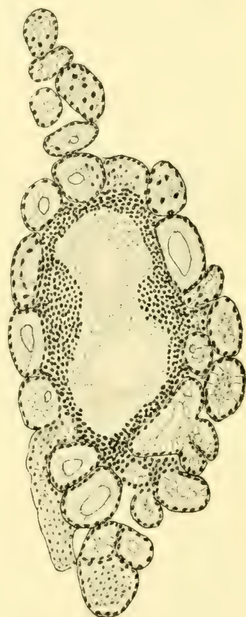


Fig. 8.

dann liegen die meisten an den Enden der Crypte. In Serien sieht man, dass die einzelnen Tubuli entweder jeder für sich bis zu der Mündung verlaufen, oder sie confluieren zu oft

unregelmässigen Hohlräumen, die dann später mit den Crypten confluieren. Hier ist der Typus tubulo-alveolär (Fig. 15, 6). Die Basis der einzelnen Tubuli liegt in verschiedener Höhe, gleichwie die Mündungsstelle. Der Bau der ganzen Drüse ist sehr los, Tubuli liegen oft sehr zerstreut (Fig. 15) voneinander, mittelst Bindegewebe und Muskelzügen geschieden, denn diese Drüsen liegen tief in der Schleimhaut.

Die bisher erwähnten Drüsen münden also in Crypten, die fertig gebildet sind und von ansehnlicher Grösse im Verhältnis zu den Drüsen sind. Man sieht aber auch Bilder, die ganz andere Verhältnisse zeigen (Fig. 1, 3, 7, 15)[1]. Hier sind es nämlich die Endverzweigungen der Crypten selbst, die secernieren, so dass ihr Epithel dem der beschriebenen Drüsen ganz ähnlich geworden sind; der Diameter der Röhre ist doch oft grösser als der der beschriebenen Drüsen. Es wird also hier deutlich, dass sich keine Wesensunterschiede zwischen Crypten — ihrer tieferen Teile jedenfalls — und den Drüsen finden; beide sind epithelbekleidete Röhren, deren Zellen Schleim secernieren, immer oder nur ab und zu, denn man trifft mehr oder weniger secretvolle Zellen sowohl in den Drüsen als in den Endzweigen der Crypten. Ein Bild, das z. B. stark für diese Auffassung spricht, habe ich gesehen, indem von vier runden, recht grossen Endverzweigungen, die später zu einer grossen, langen Crypte confluierten, die drei ganz secretvolle Zellen hatten und den Tubuli einer Schleimdrüse ganz ähnlich waren, die vierte dagegen, die zwischen den anderen lag, hatte Zellen, den nicht secernierenden körnigen Oberflächenzellen ähnlich. Es ist doch wahrscheinlicher anzunehmen, dass dieser letzte Tubulus nur zufällig im secretleeren Stadium gewesen ist, als dass er allein von den vieren nimmer in Secretion treten konnte.

[1]) Die Röhren liegen am häufigsten in einer Reihe, der Oberfläche parallel.

Als Drüsen habe ich also verschiedene Bildungen beschrieben, die grosse Ähnlichkeit in ihrem allgemeinen Bauplane und im morphologischen Aussehen zeigen. Die Zellen sind in allen Charakteren mit Schleimzellen identisch; sie färben sich immer mit Schleimfarbestoffen. Es sind rein tubulöse, oder für die grösseren tubulo-alveoläre Drüsen; die Tubuli sind von verschiedener Länge, aber derselben Form; sie münden

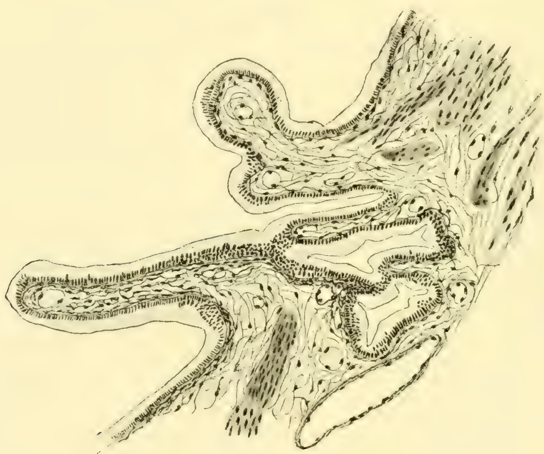


Fig. 9.

immer unter spitzen Winkeln successive in den Crypten ein. Weiter sind diese Drüsen in Bau und Morphologie denen der grossen Gallengänge, die ja von allen als echte Drüsen anerkannt werden, ganz ähnlich; der Unterschied besteht nur darin, dass die der Gallenblase viel kleiner und sparsamer und einfacher gebaut sind. Wenn man Beschreibungen und Zeichnungen vergleicht, wird man mir wohl die Einräumung machen, dass es sich hier nicht um Verwechslung mit pathologischen Hypertrophien, Luschkaschen Gängen u. dergl.,

sondern um wohlcharakterisierte, gleichförmige Bildungen, die Variationen eigentlich nur in Zahl und Länge zeigen, dreht. Dass alle Zellen der Gallenblasenepithelien secernieren können, soll später erwähnt werden; die Drüsenzellen secernieren mit der grössten Intensität.

Aus meinen fünf genau untersuchten Fällen darf ich weiter den Schluss ziehen, dass die Gallenblase grosse individuelle Verschiedenheiten in bezug auf Zahl, Ausbildung und Grösse der Drüsen darbietet und dass die Drüsen gar nicht im Collum allein gefunden werden, sondern auch in vielen Fällen (3:5)[1]) in Corpus und Fundus; sie sind nur zahlreicher gleich an der Mündung des Ductus cysticus. Die reichste Entwickelung traf ich in Gallenblase Nr. I, wo die Drüsen im Fundus sehr zahlreich waren; von einem Flächenschnitte, wo ich überhaupt die meisten Drüsen traf, gibt Fig. 15 eine Vorstellung.

In der Gallenblase Nr. IV traf ich nur in zwei von zahlreichen Schnitten Drüsen, in den anderen gar keine; dieses Exempel beweist die starke Variation und wie eingehend die Untersuchungen sein müssen.

Die Drüsenanlagen bei Neugeborenen sind in Fig. 10 abgebildet. Auch hier ist es eine grössere Crypte, die nach und nach kleinere runde Tubuli aufnimmt. Die genauere Beschreibung behalte ich mir für eine spätere Arbeit vor.

Die aberrierenden Gallengänge in den äusseren Schichten der Gallenblasenwand, besonders auf der Seite, die gegen

[1]) Nach dem Abschluss meiner Arbeit habe ich noch eine Gallenblase untersucht (Pat. war 84 Jahre alt). Hier fand ich in der ganzen Gallenblase die beschriebenen Drüsentubuli, im Fundus am meisten in den Luschkaschen Gängen, die hier sehr zahlreich waren, einmündend, besonders an der Basis derselben. Die meisten Tubuli waren hier secretleer, oder doch weniger secretvoll als in den anderen Fällen, einige von ihnen gaben eine dentliche Schleimfärbung mit Mucicarmin. Übrigens war in diesem Falle bemerkbar, dass einige — und recht zahlreiche — Crypten und Luschkasche Gänge einen mehr lothrechten Verlauf hatten, als ich bisher gesehen hatte, die anderen verhielten sich wie bereits erwähnt.

Hepar wendet, aber auch auf einem Teil der mit Peritoneum bekleideten Partie, will ich nur kurz erwähnen, meist weil Aschoff in seinem Referate dieselben erwähnt. Es sind runde oder ovale Röhrchen von verschiedener Grösse und mit einem einschichtigen Cylinderepithel wie die grossen Gallengänge in Hepar. Sie verlassen die Lebersubstanz in einem Zuge von Bindegewebe, laufen dann so schräg nach aussen, dass sie mit der Oberfläche des Hepar und somit auch mit der äusseren Oberfläche der Gallenblase beinahe parallel laufen. Sie liegen in den äussersten Schichten während des ganzen Verlaufes



Fig. 10.

und sie nähern sich nur unbedeutend den inneren Teilen der Wand. Ab und zu schicken sie einen blind endenden lateralen Ausläufer aus oder der Gang teilt sich in 2—4 kleinere Gänge, die entweder für sich weiter laufen oder sich wieder vereinen. Niemals habe ich eine Andeutung davon gesehen, dass sie in irgend einer Beziehung zu den epithelialen Ausläufern der Gallenblasenschleimhaut stehen.

Bei den untersuchten Säugern waren die Verhältnisse der Crypten und Drüsen folgende:

Beim Hunde ist die innere Oberfläche mit verschieden geformten Cristae mehr oder weniger dicht besetzt, zwischen welchen zahlreiche Cryptae (Fig. 11) schräg nach unten in die Tunica propria gehen und bei der Muscularis Halt machen.

Luschkasche Gänge habe ich nicht gefunden. Die Crypten waren rund oder oval, aber nicht länglich wie beim Menschen; sie waren auch kürzer. Oft bildeten sie mit ihren Verzweigungen eine beinahe zusammenhängende Schicht. Sie verlaufen ungeteilt oder verzweigen sich am oftesten in 3—4 runde Röhrchen, die gruppenweise angeordnet liegen. Ihre Ausmündung auf der Oberfläche geschieht ganz wie beim Menschen. Sie secernieren

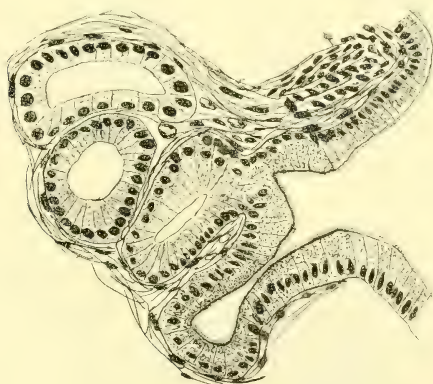


Fig. 11.

sehr reichlich Schleim. Drüsen, morphologisch von den Crypten verschieden, habe ich nicht gefunden trotz eingehender Untersuchung. Weil ich aber einen Eindruck davon habe, wie klein und zerstreut die Drüsen in der Gallenblase sein können, hüte ich mich wohl zu behaupten, dass Drüsen hier fehlen.

Bei der Katze waren die Verhältnisse ganz wie beim Hunde, ausgenommen, dass sich hier sparsame Luschkasche Gänge finden.

Beim Kaninchen und Meerschweinchen ist die Wand sehr dünn, an einzelnen Stellen doch verdickt. Man sieht recht

niedrige Cristae, in Form und Grösse stark variierend und zwischen denselben kurze ovale Cryptae, die eine kleine Strecke schräg nach unten, ungeteilt oder in 2—3 Röhrchen verzweigt, verlaufen. Auch hier finden sich wohlausgesprochene Luschkasche Gänge, welche die Muscularis perforieren



Fig. 12.



Fig. 13.

(Fig. 12—13), in die äusseren Schichten weiter verlaufen bis gleich unter das Serosaendothel, wo sie ihre Basis haben, nur von sehr dünnen Bindegewebszügen begrenzt; sie können sich oft als kleine Divertikel präsentieren, denn die ganze Wand ist an dieser Stelle verdickt, so dass eine kleine Prominenz entsteht, in der die Basis des Ganges liegt. Die Richtung der Luschkaschen Gänge ist so schräg, dass sie beinahe parallel der Oberfläche laufen; in allen Einzelheiten sind sie den früher beschriebenen ganz ähnlich. Ausser diesen Bildungen traf ich

bei verschiedenen Meerschweinchen kleine, kurze runde Tubuli, die in der Nähe der Luschkaschen Gänge und den tieferen Crypten liegen und in dieselben einmünden. Ihre Zellen zeigten verschiedene Secretionsphasen, z. B. ganz secretvolle Zellen, Schleimzellen und ausgebildeten Becherzellen durchaus ähnlich, und Zellen, deren Hälfte mit Schleimgranula gefüllt waren. Sie gaben Schleimreaktion. Ab und zu liegen 3—4 solche kleine Tubuli in einer Reihe parallel der Oberfläche und confluieren nach und nach zu einer Crypte, also ganz ähnliche Bilder wie beim Menschen. Ich nehme diese kleinen Röhren als homolog mit den Drüsen an.

Beim Schweine fanden sich wohlentwickelte Schleimdrüsen von 4—12 Tubuli gebildet, sie sind stark zerstreut, liegen gern mit langen Zwischenräumen, aber oftestens mehrere nahe beieinander. Der Typus ist hier tubulös oder alveolo-tubulös. Fig. 14 zeigt diesen Typus schön. Bei etlichen Drüsen gingen Ausführungsgänge lotrecht bis an die Oberfläche empor, an anderen Stellen mündeten die Drüsen in Crypten von dem gewöhnlichen Typus. Alle Zellen, sowohl der Drüse als des Ausführungsganges, waren mit Secret stark gefüllt. Fig. 18 zeigt eine typische Drüsengruppe.

Beim Lamme kurze Crypten und Cristae, auf mehreren grösseren Bezirken ist die Oberfläche glatt. Die Entwickelung der Drüsen ist individuell sehr variabel, sowohl mit Rücksicht auf die verschiedenen Gallenblasen als die verschiedenen Teile derselben Gallenblase; die Drüsen sind nicht auf bestimmte Teile der Gallenblase beschränkt. In einigen Fällen liegen sie auf grossen Strecken (ein paar Centimeter und mehr) so dicht, dass sie eine beinahe continuierliche, 2—3 Tubuli hohe Lage parallel der Oberfläche nach oben von der Muscularis bildeten; an anderen Stellen finden sich einzelne grosse (Fig. 19) oder kleinere Drüsen zerstreut. Luschkasche Gänge habe ich nicht beobachtet. Ausser den secretgefüllten

Tubuli der Drüsen sah man hie und da in der Tunica propria kleine Tubuli mit stark gekörnten Zellen, kein Secret in dem Lumen (Fig. 19, nach unten). Die Figur zeigt einen solchen Tubulus, an dessen beiden Enden kleinere Tubuli liegen. Ob diese Röhrchen, die ab und zu recht zahlreich entwickelt waren und keine besonderen Variationen im Bau zeigten,



Fig. 14.

kleinere secretleere Crypten oder vielleicht Entwickelungsstadien zu Drüsen sind, kann ich mit Sicherheit nicht entscheiden.

Bei der Ziege fanden sich sehr unregelmässiges Relief dicht gestellter Cristae, ovale Cryptae und zerstreute, kleinere und grössere Schleimdrüsen.

Beim Ochsen und Kalb sieht man auf der inneren Oberfläche niedrige Furchen und zahlreiche kleine, knopfnadelstich-



Fig. 17.

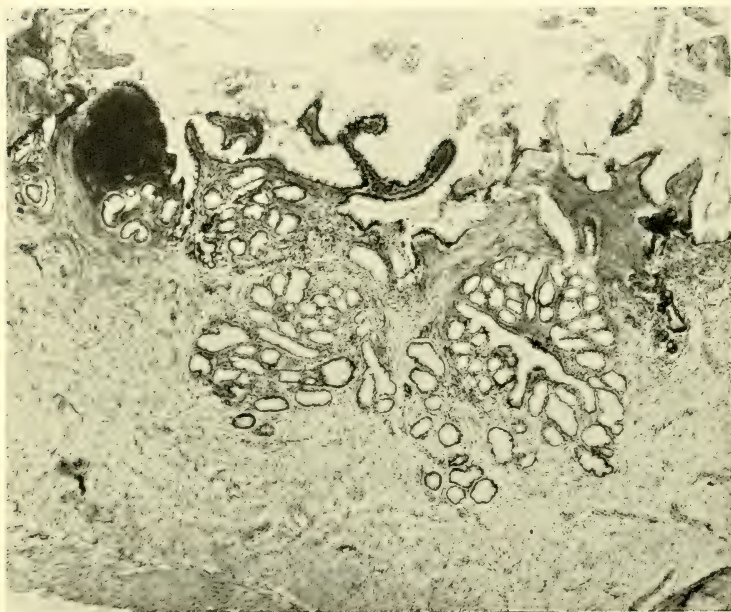


Fig. 18.

grosse Öffnungen, in welchen die Drüsen münden. Dieselben wurden in reicher Ausbildung in allen Fällen gefunden, stark

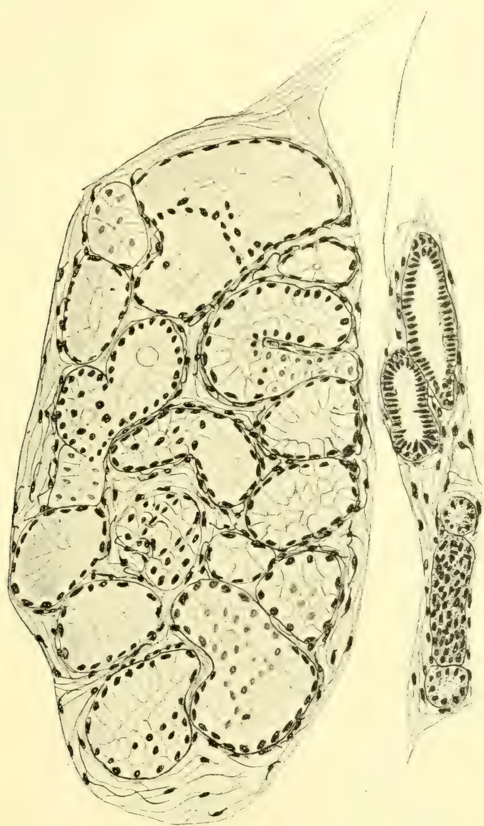


Fig. 19.

verzweigte grössere und kleinere Komplexe, in welchen die einzelnen Tubuli oft dicht gedrängt, aber auch oft zerstreut gelagert waren. Die Drüsen liegen zerstreut in verschiedener

Tiefe der Schleimhaut; ein typisches Bild stellt Fig. 16—17 dar. Die Drüsen liegen in den oberen Teilen der Schleimhaut am dichtesten, sie sind rein tubulös oder alveolo-tubulös; man unterscheidet deutlich die schleimgefüllten Tubuli von den secretleeren. An einigen Stellen sieht man grosse, ovale oder mehr unregelmässig geformte Gänge, die grosse Strecken durch die Schleimhaut laufen; sie nehmen nach und nach zahlreiche Drüsen, die in ihrer Nähe liegen, auf. Oft finden sich in der Nähe derselben grossen Gänge grosse Lymphocyt-Infiltrationen, die auch in geringerem Massstabe viele der kleineren Drüsen umgeben.

Das Epithel.

Für das Studium der feineren Verhältnisse des Gallenblasenepithels sind Virchows (38c) Untersuchungen grundlegend. Nachdem er in seinem Streit mit Henle behauptet hatte, dass das Epithel immer mit Kernen versehen war („grosse, ovale, leicht granulierte, mit 1—2 sehr glänzenden Kernkörperchen"), gibt er in 1857 seine klassische Beschreibung des Epithels: „Meine Untersuchungen sind an den Gallenblasen von Menschen (Erwachsenen und Kindern), von Hunden und Katzen angestellt. Es zeigte sich dabei, dass das Epithel überall der Struktur nach dem Darmepithel [1]) gleicht, dass aber namentlich beim Hunde die Verhältnisse ausserordentlich schön zu übersehen sind. Hier haben die Cylinderzellen eine sehr beträchtliche Länge und einen sehr innigen Zusammenhang, so dass man sowohl die freieOberfläche als die Seitenansicht sehr leicht gewinnen kann. Im letzten Falle sah ich an dem freien Ende der Zellen einen ganz ähnlichen, breiten hellen Saum mit radialer Streifung, wie ihn zuerst Koelliker (Würzb. Verh. VI., S. 253) vom Darm genauer geschildert hat. Nach

[1]) In Cellularpathologie (Aufl. II, 1859) finden sich Bilder von den Zellen.

aussen besitzt dieser Saum in ganz frischen, innerhalb der natürlichen Gallenblasenflüssigkeit untersuchten Präparaten einen glatten Rand; nach einiger Zeit erscheint letzterer aber, wie Koelliker schon beim Darmepithel erwähnt, gezähnelt und zuweilen entfernen sich einzelne dieser Zähne oder Stäbchen so sehr, dass man an die Cilien von Flimmerepithel erinnert wird. Solche Zellen stimmen ganz überein mit den von Brettauer und Steinach abgebildeten Formen aus dem Darm, namentlich auch in dem Umstande, dass nicht die ganze Dicke des Endsaumes gestrichelt oder gezähnelt aussieht, sondern dass die innerste, der Zelle zugewandte Partie durch eine vollkommen homogene helle Leiste gebildet wird, auf der die Zähne der Stäbchen wie ein Kamm aufsitzen. Übrigens erscheint der gezähnelte Saum stets breiter (oder dicker) als der bloss gestrichelte, so dass wahrscheinlich eine leichte Imbibition bei der Umwandlung des letzteren in den ersteren stattfindet.

. . . . Von der freien Fläche her sieht man auch das von Koelliker beschriebene punktierte Aussehen der Zellendeckel. Daneben tritt aber hier ein Verhältnis sehr deutlich hervor, das ich am Darmepithel nicht in gleicher Weise sah; man erkennt nämlich im Umfange jeder regelmässig polygonalen, oft sechseckigen Zelle eine nicht punktierte, vollkommen homogene und hyaline, ziemlich breite Begrenzung, welche, gleich der erwähnten hellen Leiste unter dem gezähnelten Saume, nicht an der Strichelung teilnimmt. Überdies sah ich bei einem jungen Kätzchen sehr schön zwischen den gewöhnlichen körnigen Epithelien in oft regelmässigen Abständen hellere, wie blasig aussehende Gebilde von etwas grösserem Umfange, wie ich sie schon beim Hunde und bei einem hingerichteten Manne im Darm wahrgenommen hatte . . . In Beziehung auf die Form bemerke ich noch, dass ich neben den einfach cylindrischen Zellen mehrfach solche mit einem dicken,

kolbigen oder keulenförmigen Ende und einem langen, feinen fadenförmigen Stiel sah. Über den Zelleninhalt will ich bemerken, dass derselbe gewöhnlich etwas trübe und mattkörnig ist, dass er mir jedoch, wie ich auch von dem Darmepithel beobachtete, häufig fein längsgestreift erschien.

Was nun die Anfüllung mit Fett anlangt, so ist diese der bei der Chylusresorption am Darmepithel erfolgenden aufs Haar ähnlich. Zuerst tritt ganz feinkörniges Fett auf, später findet man grosse glänzende Tropfen. Anfangs zeigt sich das Fett in der obersten Schicht der Zelle . . . . dann rückt es allmählich tiefer, bis es die ganze Zelle, mit Ausnahme der Kernstelle, erfüllt und ausdehnt . . . Nun schwindet das Fett in den äusseren Zellenteilen. Die Analogie mit dem Darmepithel ist gewiss schlagend, sowohl was Anordnung und Bau, als auch was den Resorptionsvorgang angeht."

Virchow erwähnt nicht die Schleimsecretion.

Die meisten Hand- und Lehrbücher haben ganz kurze, nicht eingehende Beschreibungen; oft referieren sie kurz Virchows Untersuchungen.

Koelliker (17) erwähnt aus 1852 „Cylinderepithel, dessen Zellen oft mit Galle tingiert sind und ihre Kerne nicht immer deutlich zeigen". 1859 fügt er zu: „eine verdickte, freie Wand, die derjenigen der Zellen des Dünndarmes ähnlich ist" (Virchow). Ebenso in den späteren Auflagen.

Leydig erwähnt aus 1857 kurz ein Cylinderepithel (19). Luschka: Hohes Cylinderepithel mit Cuticula. 1863 (22).

Stricker (34) 1871: „sehr hohe Cylinderzellen, welche letztere an ihrer freien Fläche einen verdickten gestreiften Saum zeigen, wie die Cylinderzellen des Dünndarms" (Virchow), (Kap. XVIII, E. Hering: Leber).

Frey (4) 1876: „Die Schleimhaut trägt den gleichen Überzug gekernter Cylinderzellen wie im Dünndarm und in der



Fig. 27.



Fig. 21.

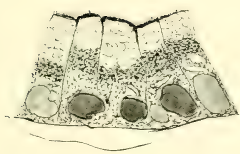


Fig. 24.

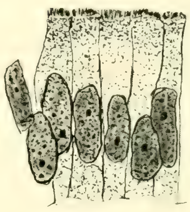


Fig. 20.

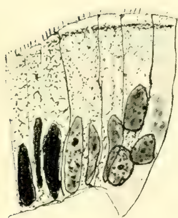


Fig. 23.

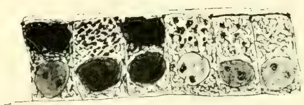


Fig. 28.



Fig. 25.



Fig. 26.



Fig. 22.

Jurisch.

Verlag von J. F. Bergmann in Wiesbaden.

Tat kommt ihnen die gleiche Fähigkeit zur Fettresorption zu" (Virchow).

Toldt (37) [1877] erwähnt ein einschichtiges Epithel „mit cuticularer Verdichtungsschicht. Nicht selten Becherzellen."

Neuere Lehrbücher, so z. B. Schenk[1]) 1885, Klein[1]) 1890, Remy[1]) 1889, Schäffer 1902, Szymonowicz 1910, Stöhr (33) geben nur Cylinderepithel an.

v. Ebner (3) erwähnt ein Cylinderepithel, dessen einzelne Zellen oft von Galle gefärbt sind, ihre Kerne nicht immer deutlich zeigen usw.; die alte Beschreibung von Koelliker.

Von den grösseren französischen Handbüchern gibt Testut (36) folgendes an: „Une seule rangee de cellules cylindriques à plateau strié. Leur protoplasma renferme des goutelettes graisseuses, tout comme des cellules des villosités intestinales au moment de la digestion." Er referiert kurz die Ansichten von Doyon et Dufour (96), welche meinen, dass das Fett zu Cholestearin umgebildet werden soll.

Poirier (24): Einschichtiges Cylinderepithel, 20—25 μ hoch, 4—5 μ breit; Cuticula wird deutlich gesehen; er führt an, dass Virchow und später Ranvier (1886) Fettkörnchen gefunden haben. Zerstreute Becherzellen werden gefunden.

Renaut (26 a) beschreibt beim Hunde ein Epithel, dem der Darmzotten ganz ähnlich. Sie haben eine gestreifte Cuticula, enthalten Fettkörnchen; es finden sich Wanderzellen zwischen den Basalteilen der Zellen.

Die Verfasser, die specielle Untersuchungen über das Epithel vorgenommen haben, sind alle zu einem Resultate gekommen, das in gewissen Punkten von dem von Virchow verschieden ist.

Von der Cuticula führt Virchow an, dass sie der Cuticula der Darmzellen ähnlich ist. Dies hält er auch gegen Friedreich (5) fest, welcher in Veranlassung einer Leber-

[1]) Nach Steiner (32) citiert.

cyste mit Flimmerepithel, die nach seiner Annahme von einem Gallengange ausgegangen war, einen Ochsenembryo ($3^1/_2$ Monat alt) und einen Menschenembryo (3—4 Monat alt) untersuchte; und hier fand er „in der Gallenblase cylindrische Epithelien, welche auf ihren Deckeln hinreichend deutlich teils konische Appendices, teils ziemlich breite Säume hatten, welche Streifung erkennen lassen, die den Anschein geben, als bestände der Saum aus miteinander verklebten Cilien oder sei er im Begriffe, sich in solche zu teilen". Er stützt sich auf Leydig, der in seinem Buche aus 1857 Flimmerepithel bei Froschembryonen und persistierend bei Petromyzon angibt. Leydig wollte auch nicht Friedreichs Deutung der Präparate, die er (Leydig) gesehen hatte, verneinen. Hierauf bemerkt Virchow: „Die von Friedreich erwähnten Säume habe ich auch beim erwachsenen Menschen wiederholt gesehen, besonders an der Gallenblase . . . . nur schien es mir, als ob das Verhältnis genau dem von Koelliker und Finke an Darmepithelien beschriebenen entsprach, nur dass der Anschein getrennter Cilien ungleich deutlicher hervortrat".

Sudler (35) erwähnt die Cuticula nicht; Steiner findet sie auch nicht, „höchstens erscheinen bei sehr starker Vergrösserung die dem Lumen zugekehrten freien Zellenseiten leicht doppelt konturiert". Aschoff (1) fand weder an frischen noch an gefärbten Präparaten eine Cuticula, „höchstens Andeutungen einer stärker lichtbrechenden Begrenzung der freien Oberfläche".

In dem Streit zwischen Virchow und Henle über die Gegenwart des Kernes haben alle späteren Untersucher auf Virchows Seite gestanden; an Epithelien, die nicht allzuviel mit Galle imbibiert waren, färbte sich der Kern regelmässig.

Gleichwie die Cuticula von verschiedenen modernen Untersuchern nicht gefunden wurde, ebenso ist Virchows Angabe von der Fettinfiltration in den Zellen von Sudler und Steiner

verneint worden. Sudler schreibt: „Granules were often seen in the outer end ar near the base of the cells, but these gave no reactions for fat". Steiner konnte auch nicht das Fett nachweisen, er meint aber, dass seine Alkoholfixation vielleicht die Schuld hat. Aschoff dagegen „kann Virchows Angaben über die Fettresorption vollauf bestätigen. Die Fettkörnchen liegen entweder im freien Abschnitt der Zellen oder basal unter dem Kerne, oft in Reihen angehäuft". An Stellen mit starker Fettresorption enthalten die nähesten Bindegewebsschichten auch Fettkörnchen". Alle Zellen werden nicht in demselben Stadium der Fettresorption getroffen, viele enthalten gar nicht Fettkörnchen, „es sind immer nur inselförmige Bezirke, welche die Fettresorption zeigen". Er konnte die Angaben Testuts von einer Fettsecretion nicht bestätigen. Keiner von diesen Verfassern gibt die Methode, die er für seine Untersuchungen angewandt hat, an.

Die Schleimsecretion wird von Virchow nicht erwähnt. Steiner spricht auch nicht davon, dagegen sagt Sudler: „The cells (die Epithelzellen) seem to secrete a thick mucous material, but no goblet-cells are present". Aschoff erwähnt auch die Schleimsecretion in den nicht fettresorbierenden Zellen. In der Gallenblase eines Hingerichteten fand er „nur ganz vereinzelte Epithelzellen, deren Leib ganz mit wabigen, mit Mucicarmin tiefrot gefärbten Schleimmassen ausgefüllt war. In entzündeten Gallenblasen nimmt die Secretion stark zu, so dass man in der Mehrzahl der Epithelien, freilich nur in Form eines schmalen axialen Zapfen, mit Hämatoxylin dunkelblau gefärbte, körnig-wabige Massen erkennen kann. In normalen Gallenblasen sind die nicht resorbierenden und nicht secernierenden Epithelzellen mit einem hellen Protoplasma versehen. Ob dieses auch secerniert, vielleicht eine besondere Art Schleim, welche die gewöhnliche Reaktion nicht gibt, konnte ich bis jetzt nicht entscheiden".

Becherzellen wurden von Virchow bei der Katze gefunden; sie werden nicht von Steiner, Sudler und Aschoff erwähnt; die zwei letzten erwähnen dagegen Stiftzellen, zusammengedrückte stark färbbare Zellen mit langen Kernen. Aschoff nimmt an, dass diese in grosser Menge zugrunde gehen, doch findet scheinbar keine Neubildung statt, indem er in nicht acut entzündeten Gallenblasen niemals Mitosen fand. Dieselben werden auch nicht von anderen Verfassern erwähnt.

Das Pigment in den Zellen wird von Virchow und Aschoff beschrieben, dagegen nicht von Steiner und Sudler. Es ist als Körnchen oder Tropfen abgelagert.

Eigene Untersuchungen.

Zum Studium der feineren, cytologischen Verhältnisse des Epithels wurde teils Isolierung (Kaninchen), teils Schnitte von 2—5 μ Dicke, mit Alaun, Chrom- und Eisenhämatin (Hansen), Heidenhains Eisenlackmethode (11) und verschiedenen Schleimfärbungen gefärbt, verwendet. Für Fettfärbungen habe ich Sudan III angewendet. Viele Schnitte sind auch ungefärbt in Wasser, Alkohol und Glycerin untersucht.

Das Epithel zeigte sich in allen untersuchten Gallenblasen als ein schönes, hohes, einschichtiges Cylinderepithel mit dem Kerne in dem Basalteil der Zellen, am oftesten in der Mitte des 1.—2. Drittels der Zelle. Ab und zu rückt der Kern in einigen Zellen etwas höher nach oben, etwa bis in die Mitte der Zelle. Beim Kaninchen dagegen steht der Kern immer in dem luminalen Teil der Zelle, oft dicht an der Cuticula;

zahlreiche Präparate von verschiedenen Tieren zeigten immer dasselbe Bild. In den Crypten stehen die Kerne dichter an der Basis als in dem Oberflächenepithel. Die quergestellten, platten Kerne der Schleimdrüsenzellen sind bereits erwähnt.

In den Gallenblasen von Neugeborenen standen die Kerne in 2—3 Reihen in dem mittleren Teil der Zelle (reine Querschnitte). Bei neugeborenen Kaninchen und Katzen war das Epithel teils einreihig, teils auch hier zweireihig. Mittelst Isolierung und in dünnen Schnitten, wo man die Konturen der Zellen genau verfolgen konnte, sah man, dass alle Zellen die Basalmembran erreichten, während nur die Kerne in verschiedener Höhe verschoben waren, also ein 2—3 reihiges Epithel (Fig. 36).

Die Höhe der Zellen war für die verschiedenen Tierarten verschieden, beim Meerschweinchen und Katze am niedrigsten.

Übrigens zeigten sich in demselben Präparat (Fig. 37—38 z. B.) oft bedeutende Unterschiede in den Dimensionen der verschiedenen Zellen, secretleeren, secretvollen und Stiftzellen, ebenso waren Zellen auf der Höhe der Cristae höher als die auf den Seiten der Cristae und in den Zwischenräumen.

Die Form (Fig. 32, 33) der Zelle ist 5—6 seitig prismatisch, in Crypten, auf Cristae und in den Falten zwischen Cristae pyramidenförmig, in den Crypten von Hund, Katze, Ziege und Meerschweinchen waren die Zellen niedriger und konnten ganz cubisch werden.

Isolierung wurde teils mit Ranviers Alkohol, teils mit Osmiumsäure mit einer Spur von Essigsäure (Schaeppi, 28) vorgenommen. Beide Methoden geben gute Resultate; dass die Osmiumsäure die Form der Zellen besser als Ranviers Alkohol bewahren sollte (Schaeppi), ging aus meinen Präparaten nicht hervor, indem es nicht möglich war, bei genauerer Vergleichung der Präparate etlichen Unterschied zu entdecken. Die feinen Zacken auf der Oberfläche habe ich auch auf

osmiumbehandelten Zellen wahrgenommen; im ganzen glaube ich nicht, dass die Formen der Zellen grössere Veränderungen bei der Isolierung erlitten haben. Es wurden viele verschiedene Zellenformen gesehen, lange, sehr dünne Stiftzellen, cylindrische Zellen von verschiedener Höhe und Breite, Zellen mit Impressionen von den Kernen der benachbarten Zellen. Der Basalteil der Zellen war entweder ungeteilt oder wie in anderen Cylinderepithelien zu einer Fussplatte ausgezogen, die sich dann unter verschiedenen Formen zwischen den Nachbarzellen ausdehnte; oft bildete die Fussplatte mit dem übrigen Zellenleibe einen Winkel und ein recht grosser Teil der Zelle kam dann mit der Basalmembran in Contakt. Oft war der Basalteil in 2—3 dünneren oder dickeren Wurzeln ausgezogen, die dann mit verdickten Platten endigten. Bilder, die auf die Anwesenheit einer basalen Cuticula (Schaeppi) deuten, habe ich nicht gesehen.

Die von Schaeppi und Kolossow gefundenen Intercellularbrücken fand ich auf diesem Epithel als ganz dünne Faden, die sich zwischen den Seitenflächen der Zellen spannten. Dieselben sah ich auch auf Schnittpräparaten von einem Meerschweinchen, wo die Intercellularräume sehr ausgedehnt waren, hier sah man ganz deutlich zahlreiche Intercellularbrücken durch die Räume ziehen.

Auf weniger wohlconservierten Stellen aus verschiedenen Gallenblasen (Rind, Lamm, Schwein, Kalb) waren die Zellen oft ganz oder zum Teil isoliert, man sah hier bei der natürlichen Isolation dasselbe wie bei der künstlichen.

Einige extreme Zellenformen, Stiftzellen und Becherzellen werde ich später im Abschnitte von der Secretion erwähnen, hier soll nur angeführt werden, dass Becherzellen sich bei allen Arten — Kaninchen und Meerschweinchen ausgenommen — fanden, aber in sehr verschiedener Zahl und Entwickelungsgrade. Die Stiftzellen waren hohe sehr dünne Zellen mit stark



gekörntem und färbbarem Protoplasma und mit einem sehr länglichen, strichförmigen Kerne, der ab und zu das Meiste der Zelle ausfüllte. Sie fanden sich in allen Fällen, bald zerstreut, bald in Gruppen auf 2—5, auf verschiedenen Entwickelungsstufen, von dünnen Cylinderzellen bis an ganz strich- und peitschenförmigen Zellen (Fig. 37—38, 29, 39).

Die Lage der Kerne in den Zellen ist erwähnt. Mit Ausnahme einer Gallenblase von einem Menschenembryo (sechs Monat alt) war mein ganzes Material so wohlconcerniert, dass die Kerne sich mit derselben Leichtigkeit wie in anderen Präparaten färbten, nur in einigen Fällen dauerte die Kernfärbung etwas länger oder sie wurde etwas schwächer in den Teilen des Präparates, die mit der Galle in intimer Berührung gewesen waren — so die obersten Teile der Cristae —, ich bekam dann Bilder mit schwacher Färbung der Crista und schöner Färbung der Crypta, so dass die Abhängigkeit der Kernfärbung von der Imbibition mit Galle deutlich hervortrat (Virchow).

Die Form der Kerne ist oval bis länglich oval, oft viereckig mit planen Seiten und Ecken. In den kürzeren Zellen (Katze, Meerschweinchen und Crypten beim Hunde, Ziege u. a.) ist der Kern rund, behält aber seinen Platz in der Zelle; die Kerne der secretvollen Zellen und Stiftzellen sind erwähnt.

Die Oberfläche der Kerne ist regelmässig und eben, in zahlreichen Zellen — unter anderem diejenigen, die mit Fett oder Secret stark gefüllt sind — fanden sich scharf begrenzte recht grosse Impressionen in den Kernen. Dieselben sah man auch auf Gefrierschnitten, und zwischen ganz glatten, regelmässigen Kernen; ich glaube dann nicht, dass sie von Fixationsfehlern herrühren können.

Der Kern färbt sich entweder recht diffus mit den verschiedenen Kernfarbstoffen, oder das Chromatin ist in Klümpchen oder Netzwerken verschiedener Dicke angeordnet. Der Kern enthält 1—2—3 runde in ungefärbten Präparaten stark

lichtbrechende Kernkörperchen. In ungefärbtem Zustande ist der ganze Kern mehr oder weniger dicht granuliert.

Bei verschiedenen Tieren, deutlichst beim Hunde, zeigen die Kerne morphologische Verschiedenheiten in Zellen, die in verschiedenem Secretionszustande sind, indem er in stark secretvollen Zellen gross, blasenförmig, schwach gefärbt war, mit dem Chromatin in einem Netzwerke von dünnen Strängen angeordnet (Fig. 27, 29)[1]), während er in Zellen, die gar nicht oder nur wenig secretgefüllt sind, das gewöhnliche, mehr kompakte Aussehen hat. In den typischen Becherzellen dagegen war der Kern doch nicht gross und nie aufgebläht, sondern von dem früher beschriebenen Aussehen (quergestellt, ausgehöhlt). Es ist also nur in einem gewissen Stadium der Secretion, dass diese Aufblähungen eintreten.

Alle Verfasser sind darin einig, dass Mitosen in den Epithelzellen der Gallenblase sich nur in sehr geringer Zahl finden. Aschoff z. B. hat sie sogar in seinen normalen Fällen nicht gesehen. In den Gallenblasen neugeborener Tiere (Katze, Kaninchen) traf ich nur sehr sparsam die Mitosen, in zahlreichen Präparaten von neugeborenen Kindern habe ich sie bisher gar nicht gesehen, in Präparaten von erwachsenen Menschen nur zwei- bis dreimal, bei erwachsenen Tieren gar nicht gesehen, und ich habe doch sehr viele Schnitte mit vielen Tausend Kernen untersucht. Dagegen wurde ich sehr überrascht, als ich in Schnitten aus einem bestimmten Blocke von einer Gallenblase eines Kaninchens recht häufige Mitosen fand, und in allen Schnitten; die Mitosen konnten sich in einer Zahl von 6—12 auf einer Strecke von ca. $^1/_2$ ccm finden. Die Zellenteilungen lagen oft 1—3 dicht beieinander, von 10—20 Zellen abgeschieden, dann folgte ein langer Zwischenraum usw. Alle Stadien wurden gesehen (Fig.

[1]) Es sah ganz so aus, als ob der Kern wegen eines vermehrten Inhalts von Flüssigkeit aufgebläht war.

39—41), dichtes und lockeres Knäuelstadium, Monaster, Diaster, Dispirem. Die Lage der Kernteilungsfigur in der Zelle war entweder in der Längsachse der Zelle oder seltener quer- oder schräg gestellt, so, wenn die Zelle in der Ecke bei einer Crista lag. Möglicherweise geschehen die Kernteilungen stossweise, periodisch zu einem kleineren Abschnitte des Epitheliums begrenzt. Fasst man die Stiftzellen als secretleere Zellen auf, — und diese Auffassung scheint mir unzweifelhaft — nimmt man weiter an, dass diese Zellen nach geendeter Secretion ausgestossen werden (Aschoff), dann besteht gar keine Übereinstimmung in Zahl zwischen den sehr zahlreichen Stiftzellen und den äusserst sparsamen —ja am oftesten ganz fehlenden — Mitosen. Ich nehme dafür an, dass die Stiftzellen nicht ausgestossen werden, sondern dass sie sich wieder erholen und mehrmals secernieren. Einige Zellen gehen wohl immer zugrunde, aber nicht so viele; sie können dann in allen Fällen nicht ersetzt werden. Eine Zeitlang nahm ich an, dass die Mitosen sich vielleicht in den Crypten wie im Darme finden können; ich untersuchte darum die Crypten sorgfältig; ich habe doch nimmer eine Zellteilung hier gefunden.

Bilder, die auf amitotische Zellenteilung deuten, habe ich auch niemals gesehen, obgleich ich meine Aufmerksamkeit darauf gelenkt hatte. Schnitte aus Meerschweinchen (15 Fälle) habe ich genau untersucht, weil Amitosen bei diesem Tiere sehr häufig in den verschiedenen Schleimhäuten vorkommen, aber nur in einer einzigen Zelle habe ich ein solches Bild gesehen, das doch nicht ganz einwandfrei war, und in dem leicht übersichtlichen einschichtigen Epithel glaube ich nicht, dass Amitosen meiner Aufmerksamkeit entgehen konnten.

Centrosomen habe ich mit Heidenhains Eisenlackmethode mit oder ohne Verfärbung mit Bordeaux dargestellt. Obgleich ich die Methode genau nach Heidenhains Angaben (10:11) anwendete, musste ich doch einige Zeit mit der

Methode arbeiten, bis ich den rechten Grad von Abfärbung traf, und der Unterschied zwischen Centrosomen und gefärbten Secretgranula war schwierig, oft ganz unmöglich zu treffen, indem die letzteren oft sehr dicht aneinandergedrängt liegen. Ich kann mich durchaus Zimmermann (41) anschliessen, wenn er schreibt: Unangenehm ist ferner für das Aufsuchen der Centralkörper, dass sich oft zahlreiche feinste schwarze Körnchen im Zelleib der Drüsenepithelien, und zwar hauptsächlich in den Knotenpunkten des Protoplasmagerüstes färben, ganz abgesehen von den Secretmassen, welche besonders in den oberflächlichen Schichten der mit Sublimat fixierten Stücke als blauschwarze, mehr oder wenige dicke Körner auftreten und das Auffinden der Centralkörper ganz unmöglich machen."

Der Centralkörper präsentierte sich entweder als ein ganz rundes Körnchen oder ein Diplosom von einem Archoplasma umgeben (Fig. 21, 39—41). Der Abstand zwischen den zwei Körnern des Diplosoms variiert ein bischen. Das Centralkörperchen liegt in nicht secernierenden Zellen dicht unter der Cuticula, so auch, wenn die Zellen nur die körnigen Vorstadien der Secrete oder eine geringe Menge von Secret enthalten. Wenn aber ein grösserer Teil des Zellenkörpers mit Secret gefüllt war, lag das Centralkörperchen in der Mitte der Secrete, aber immer für sich, nicht in den Knotenpunkten des Protoplasmagerüstes, wo man auch oft kleine Körnchen fand, die sich doch von den Centralkörperchen unterscheiden lassen. Auch in Zellen von der Fläche gesehen fand man die Mono- und Diplosomen bei Einstellung auf der Partie nach unten von der Cuticula. In Präparaten von der Gallenblase mit den zahlreichen Mitosen sah man das eine oder beide Centrosomen, je nachdem die Lage der Teilungsfigur günstig war oder nicht. Hier sah man das Archoplasma deutlich, ein klarer, ungekörnter Hof, von dem übrigen Protoplasma wohl differenziert. In einigen Fällen konnte ich auch deutlich die Spindelfäden sehen.

Eine deutlich ausgesprochene Cuticula wurde in allen Präparaten von allen untersuchten Arten gesehen. Sie präsentierte sich von dem übrigen Teil der Zellen deutlich abgesetzt sowohl in Gefrierschnitten, in Wasser, Alkohol und Glycerin untersucht, als in Paraffinschnitten, dicke und dünne, wenn sie in reinem Querschnitte getroffen waren, und nur in Schrägeschnitten zeigte sich das von Aschoff beschriebene Bild von einer äusseren, klaren Partie, von dem übrigen Protoplasma nicht scharf abgesetzt. Bei starker Beleuchtung war es oft schwer, die Cuticula zu sehen, bei mittlerem Abblenden dagegen trat sie scharf und deutlich hervor. Dies gilt auch von Gallenblasen des Menschen,sowohl erwachsenen als neugeborenen, normalen und pathologischen.

Die Cuticula zeigte verschiedene morphologische Verhältnisse. Am oftesten lag sie als eine wohlabgegrenzte, doppeltkonturierte Platte oberhalb der Zelle und zeigte eine deutliche Längsstreifung mit den Streifen parallel der Zellenachse; zwischen den Streifen waren recht breite Zwischenräume. Oft sah man auf einzelnen Zellen keinen deutlichen äusseren Rand der Cuticula, indem derselbe wie aufgelöst war, und statt dessen hoben sich eine Menge kleiner, recht dicker Stacheln hervor, — also der äusserste Teil der kleinen Stäbchen, von welchen die Cuticula gebildet ist. Dieselben konnten auch ganz frei sein, indem die ganze Zwischensubstanz in der ganzen Dicke der Cuticula fehlte, und die Begrenzung der Zellen wurde dann von einer Reihe kurzer dicker Stäbchen gebildet (Fig. 20, 23, 36). Es sind diese Stäbchen, die von früheren Untersuchern (z. B. Friedreich) als Cilien oder zusammengeklebte Gruppen von solchen gedeutet sind, und diesen Gebilden können sie auch oft ähnlich sein, ihre Kürze aber — sie sind ja immer von derselben Länge wie die Dicke der Cuticula — musste doch immer Verdacht erregen.

In Flächenpräparaten sah man die Cuticula fein punktiert,

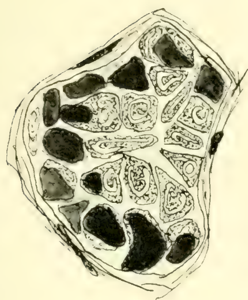


Fig. 30.



Fig. 29.

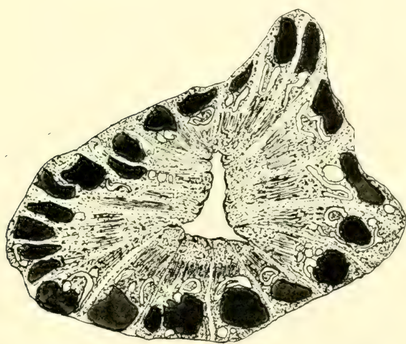


Fig. 31.

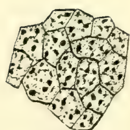


Fig. 32.

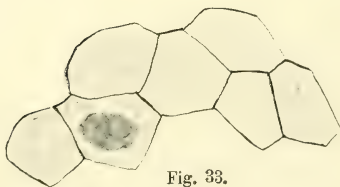


Fig. 33.

und auch hier sieht man die kleinen einzelnen Stäbchen deutlich, z. B. wenn die Zellen halb im Profil, halb von der Fläche auf den Abhängen einer Crista gesehen werden.

Diese Auflösung in Stäbchen sah ich oft an minder gut fixiertem Material, aber auch auf tadellos fixierten Zellen (Hund, Katze, Kaninchen) habe ich dasselbe gesehen; es ist dann nicht ein reines postmortales Phänomen. Auf schleimgefärbten Präparaten lag oft eine dünne Schicht von Schleim zwischen den Stäbchen der Cuticula. In schlecht fixiertem Material sah man die Cuticula oft gar nicht, sie war abgestossen, konnte aber sehr gut an anderen Stellen desselben Schnittes (der Boden der Crypten, wo die Zellen von der Galle nicht so imbibiert waren) gefunden werden.

Becherzellen und andere stark secretgefüllte Zellen haben keine Cuticula; die Verhältnisse während der Secretausstossung sollen später erwähnt werden.

Die Intercellularsubstanz, speciell das Schlussleistennetz, färbte sich schön mit Hansens Eisenhämatein und Heidenhains Eisenlackmethode; die Verhältnisse waren hier wie in anderen einschichtigen Cylinderepithelien.

Der Zellenkörper zeigte sehr grosse Verschiedenheiten mit Rücksicht auf das Aussehen und den Zustand des Protoplasmas sowohl bei verschiedenen Arten als innerhalb derselben Gallenblase, denn dicht beieinander konnte man Zellen finden, deren Protoplasma, Kern und Cuticula — diese Teile variieren oft miteinander — von den sich in der Zelle abspielenden Prozessen stark geprägt waren.

Diese Prozesse sind zwei, Fettinfiltration und Secretion eines schleimähnlichen Stoffes; von diesen ist es aber der letztere, der die Zellen am stärksten beeinflusst und den Epithelien der Gallenblase ihr besonderes Gepräge gibt.

Die Fettinfiltration in den Zellen ist ja von Virchow beschrieben, von Sudler und Steiner verneint, von

Aschoff doch wieder angegeben. Keiner von diesen Verfassern führt seine Methode an.

Mein eigener Beitrag zur Lösung dieser Frage kann leider nicht entscheidend werden, indem ich nur auf einem kleineren Teil meines Materials Fettfärbungen vornehmen konnte, weil der Rest voraus mit Alkohol oder Xylol behandelt war.

Ich habe Gefrierschnitte von Hunden, Kaninchen, Meerschweinchen, Ziegen und Menschen, erwachsenen und neugeborenen, mit Sudan III gefärbt, untersucht. Bei Kaninchen, Meerschweinchen (13 Fälle) und neugeborenen Kindern ist es mir niemals gelungen, Fettkörnchen in den Epithelzellen zu entdecken. In Gallenblase Nr. IV von erwachsenen Menschen, wo ich Gefrierschnitte aus fünf verschiedenen Stellen und ca. 10 Schnitte von jedem Blocke untersuchte, fand ich keine Fettkörnchen mit Ausnahme einer einzigen, scharf begrenzten Stelle, wo eine Zellengruppe (10—15 Zellen) reichliches Fett enthielt, auf die Weise angeordnet, die nachher beschrieben werden soll. (Gleichzeitig färbten sich zahlreiche Fettzellen in den übrigen Schichten der Wand ganz typisch.) Bei den Hunden (4 Fälle), der Katze und einer Ziege (satt) fand ich eine starke Fettinfiltration in den Zellen, bei einer hungrigen Ziege dagegen kein Fett. Die Anordnung des Fettes war in allen Fällen dieselbe. Nicht alle, aber die meisten Zellen enthielten Fett, das in dem Protoplasma als grössere oder kleinere Tropfen, die sich dann nach der Sudanfärbung als rot präsentierten, eingelagert war. Die Grösse der Tropfen variierte mit allen Übergängen von sehr grossen Tropfen mit beinahe derselben Breite als die Zelle bis an eben sichtbare Tröpfchen; ab und zu confluieren sie, so dass rosettenähnliche Figuren gebildet werden, oft liegen die Körnchen in einer oder mehreren Längsreihen, die grössten dicht an dem Kerne. Der Fettinhalt der verschiedenen Zellen variierte auch bedeutend, einige enthielten nur vereinzelte kleine Tropfen, andere mehrere davon, wieder andere

einen oder mehrere grosse Tropfen und keine der kleineren, andere sowohl grosse als kleine der verschiedensten Durchmesser untereinander. Die Schicht gleich nach unten von der Cuticula war oft vom Fett frei, sonst konnte die ganze Zelle gefüllt sein, und dann trat, wie auch Virchow angibt, die Stelle, wo der Kern lag, deutlich als eine ovale, fettfreie Lücke vor.

Zum Vergleich untersuchte ich dünne Paraffinschnitte (2—4 μ) und fand hier in den Zellen scharf begrenzte, runde grössere und kleinere Vacuolen (Fig. 42), deren Anordnung dieselbe wie die der Fettkörnchen in den Gefrierschnitten war. Dass die Vacuolen von den Fettkörnchen gebildet sind, wurde bei der Untersuchung der zwei jungen Ziegen dargetan. Die eine, die im hungrigen Zustande getötet war, zeigte kein Fett bei Sudanfärbung und die Paraffinschnitte zeigten keine Vacuolen. Die andere, die vor der Tötung gefüttert war, zeigte in den Oberflächenepithelien, aber nicht in den Crypten reichliche Fettinfiltration und in den Paraffinschnitten sah man hier die charakteristischen Vacuolen, die auch in den Crypten fehlten. Bei dem Hunde fehlte das Fett auch in den Crypten und wurde am meisten in den Zellen auf der Höhe der Crista, in den Tälern aber sparsamer oder gar nicht gefunden.

An den fettgefüllten Zellen lag die Cuticula immer fest auf der Zellenoberfläche, sie war nimmer perforiert, ausgebeult oder ganz fehlend; ich sah niemals solche Bilder wie bei der Schleimsecretion. Meine Präparate zeigten nur in einigen Fällen das Bild einer Fettinfiltration, dagegen zeigten sie gar nichts, das die Annahme der französischen Verfasser (Dufour, Testut) von einer Fettsecretion stützen konnte. Ob das Fett von der Galle aufgenommen wird, wie Virchow meint, oder ob es in einer gewissen Periode der Verdauung als Energiequelle zugeführt wird, lässt sich nur bei weitergehenden Versuchen entscheiden. In allen Fällen, wo ich eine positive

Reaktion bekam, waren die Tiere kurz vor dem Tode gefüttert; wie es mit den Kaninchen und Meerschweinchen, wo ich kein Fett fand, stand, weiss ich leider nicht.

Mit Rücksicht auf die Secretion, die in den Gallenblasenepithelien vorgeht, wird es angegeben, dass es sich um Absonderung von einem schleimähnlichen Stoffe oder echtem Schleim handelt, der dann der Galle zugeführt wird. Es ist nicht echtes Mucin, aber ein Stoff, der gewisse chemische Unterschiede von diesem zeigt. Dieser Unterschied gilt doch nicht für die specifischen Schleimfärbestoffe, wenn man nicht wie Krausse (42) Toluidinblau und Thionin als Schleimfarben verwirft, eben weil sie auch den Gallenschleim metachromatisch färben. Nach Hansens (9) Untersuchungen über die Bedingungen für das Auftreten der Metachromasie ist es mehr der molecular-physische Zustand als die chemische Zusammensetzung der Stoffe, der hier entscheidend ist. Ich habe darum ohne Bedenken auch die metachromatisch färbenden Stoffe neben Mucicarmin und Muchämatein angewandt. Aschoff hat Mucicarmin angewandt; soweit ich sehen kann, hat nur er ausführlicher von der Schleimfärbung berichtet (s. o.). Er hat nur in einigen Zellen von einer normalen Gallenblase und von einigen pathologischen positive Schleimfärbung erhalten. Den Grund dieses sparsamen Resultates sucht er teils in den Schwierigkeiten, wohlkonserviertes Material zu schaffen, teils in dem Umstande, dass er vielleicht Vorstadien von Secret, die sich nicht färben, vor sich gehabt hat.

Indem ich jetzt meine Resultate referieren soll, erwähne ich zuerst die Verhältnisse beim Hunde; mein Material war mit Sublimat tadellos fixiert und wurde meistens mit Trioxyhämatein (Hansen) gefärbt; diese Farbe habe ich gebraucht, weil sie eine ausgezeichnete und scharfe Färbung von den Kern- und Protoplasmastrukturen, dagegen nicht von den fertiggebildeten Secreten — bei genügender Differenzierung — ergab;

man bekam also sehr instruktive Bilder und die Färbung ging schnell vor sich.

Wenn man einen wohlgefärbten Schnitt beobachtet, sieht man grosse Verschiedenheiten im Aussehen der Epithelzellen. Ich werde nur einige Typen charakterisieren.

Einige Zellen haben ein gleichartiges, klareres oder dunkleres, gekörntes Protoplasma ohne wesentliche Struktureigentümlichkeiten (Fig. 26, 27).

Andere Zellen schliessen ausserdem in ihrem Protoplasma die oben erwähnten Vacuolen ein.

Viele Zellen zeigen gleich unter der Cuticula eine ganz schmale, klare Zone ohne Körnchen und von dem übrigen Teil des Protoplasma, das gleichartig gekörnt ist, wohlabgesetzt. Die lichte Zone ist immer von der Cuticula genau zu unterscheiden und liegt immer basal für das Schlussleistennetz, sie findet sich gern an einer längeren Reihe von Zellen, so dass sie sich als ein schmales lichtes Band präsentiert (Fig. 19).

In anderen Fällen wird diese klare Zone breiter und sie kann sich mit allen möglichen Übergängen $^1/_3$—$^1/_2$ nach unten in die Zellen hineinerstrecken; hier beginnt dann das gekörnte Protoplasma und die Grenze ist eine entweder rechte oder nach oben concave Linie (Fig. 24), im ganzen scharf, obgleich einzelne Granula ab und zu in den niederen Teilen der lichten Partie liegen können. Dieses kann entweder ganz homogen sein oder von einem Netze dünner, fein granulierter und dunkler gefärbter Protoplasmastränge durchwebt sein, das die lichte Substanz in recht grosse runde Klümpchen teilt (Fig. 23). Ab und zu ist die lichte Substanz auch in grau gefärbte und ganz klare Streifen, die mit dem Längsdurchschnitt der Zelle parallel sind, abgeteilt (Fig. 21).

Andere Zellen sind mit den klaren Massen und dem feinen Protoplasmanetze ganz gefüllt, bewahren aber ihre Form und den längsgestellten länglichen Kern (Fig. 27), andere aber

werden tonnenförmig, der Kern rund oder quergestellt, ausgehöhlt — wir haben dann so alle Übergänge bis zu den Becherzellen; diese können rein tonnenförmig (Fig. 26) sein oder einen wohlausgesprochenen Fuss haben; die letzten sind beim Hunde die seltensten. Diese Zellen sind in allen Dingen Zellen einer Schleimdrüse ähnlich. Die klaren Massen sind fertiggebildete Secrete; es zeigte sich auch, dass sie positive Schleimreaktion mit allen Färbestoffen ergaben. Die hier beschriebenen Zellenformen repräsentieren also verschiedene Secretionsstufen.

Die gekörnten Vorstadien des Secretes werden von den stark färbbaren runden Körnchen, die in dem Protoplasma, oft in den Ecken des Netzes zerstreut liegen, gebildet. Sie färben sich mit Eisenhämatein (Hansen, Heidenhain) sehr stark, bei passender Differenzierung treten sie mit grosser Scharfheit hervor; aber auch Präparate, die ohne Rücksicht auf die Granula gefärbt waren, gaben schöne Bilder. Die Granula liegen oft sehr dicht in einer Zone gleich unterhalb der ausgebildeten Secretmassen; wir sehen dann in den Zellen drei Zonen, zuäusserst die klare, darauf eine dunkle, dicht granulierte und nach hinten die dritte Zone mit schwächer gefärbtem, feinkörnigem Protoplasma (Fig. 21—24). Die Granula sind von verschiedener Grösse und in vielen Zellen lagen die grössten nach aussen gleich unter oder in dem fertiggebildeten Secret, darauf nahmen sie nach und nach in Grösse und auch ab und zu in Dichte ab, bis sie zu ganz feinen und zerstreut liegenden Granula wurden.

Auch in Zellen, die nicht fertiges Secret enthielten, fand sich oft eine stark gefärbte, dicht gekörnte äussere Zone, die sich von der Cuticula in verschiedener Länge nach unten in die Zelle erstreckte, wo sie recht plötzlich in das übrige Protoplasma überging (diese Form fand ich auch in beinahe allen Zellen von neugeborenen Katzen, Fig. 28).

In den Zellen sieht man auch Bilder von der Ausstossung

des Secretes, und dieser Prozess kann auf verschiedener Weise vorgehen. In einigen — mehr oder weniger secretgefüllten — Zellen sieht man gar nichts von der Secretausstossung; die Cuticula liegt fest an der Zelle, ist nicht perforiert, ausgebeult oder abgestossen; in anderen Zellen ist die Cuticula von den Secretmassen vorgebeult oder sie ist an einer oder mehreren Stellen perforiert, so dass die klaren Secretmassen unter der Cuticula 1—3 schmale Verlängerungen durch die Cuticula nach dem Lumen hinaus schicken. Das Bild tritt sehr deutlich und scharf vor. In anderen Zellen sieht man die Cuticula gar nicht, aber ein Secretpfropf tritt aus der Zelle, um dann oft mit denen der Nachbarzellen oder den Secretmassen, die das Lumen der Crypten ausfüllen, zusammenzufliessen. Oft ragt alles Protoplasma als ein konischer Zapfen über die Kittleiste empor, es färbt sich dann aber nicht immer mit Schleimfarbestoffen.

In anderen Zellen waren die Secretmassen an dem Zellenkörper ganz anders verteilt, so in einem Pfropf in dem mittleren Teil der Zelle, immer von nach aussen convexen Linien begrenzt und oft beinahe die ganze Zelle ausfüllend (Fig. 35).

In besonders vielen Zellen sieht man in dem Teil gleich über dem Kerne ein System von runden klaren Granula, die oft zu rosettenartigen Figuren zusammentreten und oft den Vacuolen der Fettkörner ähnlich sind; sie finden sich aber auch in den Zellen der Crypten. Sie färben sich nur selten mit Mucicarmin, ab und zu bekommt man doch eine partielle Färbung, indem die äusseren Teile sich färben, die inneren aber nicht. Ich nehme dafür an, dass diese Granula eine Art Secret sind, oder vielleicht nicht ausgebildetes Secret, nur ein Vorstadium (siehe unten).

Solche Zellen zeigten auch drei verschiedene Schichten, die äussere lichte, die sich mit Mucicarmin färbt, darauf eine stark granulierte und dann die unterste, von einem feingranu-

lierten Protoplasmanetze und grossen klaren, verschieden angeordneten Granula, die sich mit Mucicarmin nur selten färben (Fig. 23).

In Zusammenhang mit diesen Strukturen, die von dem Secrete verursacht werden, werde ich einige Strukturen beschreiben, die ich in Zellen von allen untersuchten Arten fand, aber in verschiedenen Formen bei den verschiedenen Tieren. Ich wurde zuerst auf diese Bildungen in den Cryptenzellen des Hundes aufmerksam, indem oft jede Zelle in dem basalen, über dem Kerne liegenden Teil einen klaren Ring, Spirale oder Teile von Ringen und Spiralen zeigte. Fig. 30—31, 33 soll die Figuren zeigen, obgleich sehr mangelhaft und unvollständig, denn den rechten Eindruck bekommt man erst bei der Untersuchung der Zelle unter stetem Gebrauch der Micrometerschraube. Man sieht dann wie schmale Kanäle, die sich in dem dunkelgefärbten Protoplasma (Eisenhämatein) ganz klar, weisslich durchscheinend mit einem eigentümlichen Glanz, von Körnchen ganz frei und von dem übrigen Protoplasma scharf und deutlich abgrenzen. Die Grenze wird nicht dadurch gebildet, dass das umliegende Protoplasma sich verändert, sich als Crusta ausgebildet hat oder dergleichen, es hört ganz einfach auf und die lichte, glanzvolle Struktur fängt an; der Übergang ist aber sehr distinkt. Die Kanäle — wie ich sie der Kürze halber nenne — bilden immer Figuren, die in verschiedenen Plänen liegen; gewöhnlich sind es grössere und kleinere Ringe, Spirale, gebogene Figuren anderer Art usw., aber sie ändern ihre Form besonders stark bei Einstellung in verschiedenen Plänen, Ringe werden zu Halbringen, Spirale zu mehreren Ringen, sie greifen ineinander ein (Fig. 33), Seitenzweige und Ausläufer spreissen hervor, strecken sich nach unten an den Rändern des Kernes, bilden oft Impressionen in demselben, wo sie dann mit kleinen runden Erweiterungen enden, die einem Pfeifenkopf ähnlich sind, oder sie ver-

zweigen sich in den oberen Teilen der Zelle, kurz gesagt, die Bilder variieren hundertfach. Sie fanden sich unter diesen und ähnlichen Formen beim Hunde, Katze, Ziege, Kaninchen, Kalb u. a. Beim Menschen sah ich sie auch in Zellen, wo die Schleimsecretion nicht allzu dominierend war; hier waren die Kanäle mehr gleichlaufend, oft sehr dicht gestellt und reich gabelförmig verzweigt, so dass sie ein dichtes Netz bildeten. Auch bei anderen Tieren sah ich vereinzelte, sehr lange, gleichlaufende oder stark steigend-spiralförmige Kanäle, die von der Basis bis zur Cuticula verlaufen. Die Kanäle lagen am oftesten in den axialen Teilen der Zelle, Ausläufer nach allen Seiten schickend; ich habe nicht mit Sicherheit gesehen, ob sie in Verbindung mit Intercellularräumen, Nachbarzellen oder Bindegewebszellen unter die Basalmembran treten oder nicht; die genaue Entscheidung war oft sehr schwierig. Sie färbten sich nimmer mit Schleimfarben, welche Kunstgriffe ich auch angewandt habe; immer lagen sie ganz weisslich durchscheinend, ungefärbt, selbst wenn die schleimgefärbten Teile sich ganz hinein und auch darüberweg hinstreckten.

Welche Bedeutung diese „Kanäle“ haben, kann ich nicht bestimmt entscheiden. Beim erstmaligen Erblicken habe ich sie als intracelluläre Kanalsysteme, eine Art Holmgrens Trophospongium gedeutet. An einigen Präparaten sah ich aber in beinahe secretleeren Zellen Secretreste, die mit den Kanälchen einige Ähnlichkeit hatten, und ich dachte dann, dass es vielleicht nur solche Secretreste waren, die in besonderer Weise angeordnet waren. Als ich die Kanäle aber bei allen Tieren, in sehr zahlreichen Zellen, und immer nach demselben Typus gebildet, sah, und als sie nimmer eine Spur von Schleimreaktion gaben, ging ich zu meiner ersten Auffassung zurück; soviel ist jedenfalls sicher, dass gewisse nicht schleimige Substanzen, von dem übrigen Protoplasma verschieden, in dieser charakteristischen Weise unter konstanten Formen abgelagert

sind, welche biologische Rolle sie auch spielen. — Bei der Katze, dem Lamm, Kalb, Ochsen und Schwein zeigten die Zellen dieselben Secretionsstufen, die ich beim Hunde beschrieben habe; die Secretion war oft noch stärker, mehrere Zellen secretgefüllt als bei dem Hunde. Beim Kaninchen habe ich keine secretgefüllten Zellen getroffen; hier waren aber doch grosse Unterschiede in der Tingibilität der verschiedenen Zellen, indem die Körnchen bald dichter, bald mehr zerstreut lagen und die Farbe mit sehr verschiedener Intensität aufnahmen und festhielten (Fig. 39). Bei dem Kaninchen sah ich auch besonders viele Stiftzellen in verschiedenen Entwickelungsstufen (siehe unten).

Beim Meerschweinchen sah ich die meisten Oberflächenzellen in Ruhe, das Protoplasma gleichförmig gekörnt, in den Crypten aber und in den kleineren Röhren, die in dieselben münden, sah ich Zellen in verschiedenen Secretionsphasen, unter anderem sehr schöne Becherzellen.

Beim Menschen waren die meisten Zellen der vier Gallenblasen in starker Schleimsecretion, zeigten entweder ein netzförmiges Protoplasma mit sehr grossen Schleimgranula oder einem axialen Secretpfropf (Fig. 35); ich nehme an, dass die Formolfixation etwas Aufschwellung der Secretgranula mitgeführt hat. An vielen Zellen fehlte die Cuticula und ein Secretpfropf trat aus der Zelle hinaus. In der fünften Gallenblase war die Secretion bedeutend schwächer, die meisten Zellen waren nur in ihrem äusseren Teil wie beim Hunde secretgefüllt, dann folgte gekörntes Protoplasma mit intracellulären Kanälen in reicher Ausbildung und in einigen Zellen wieder kleinere Secretanhäufungen um den Kern. Die Gallenblasen Neugeborener zeigten auch starke Secretion, wie die Fig. 36 zeigt.

Zur Färbung des Secrets wurde Toluidinblau, Thionin und Methylenblau mit oder ohne Nachbehandlung mit molybdän-

saurem Ammoniak, Mucicarmin (P. Mayer) und Muchämatein angewandt. Mucicarmin wurde teils allein, teils nach einer schwachen Vorfärbung mit Eisenhämatein angewandt; diese letzte Methode gibt die schönsten und deutlichsten Bilder, indem das nicht in Schleim umgebildete Protoplasma einen grauen Farbenton im Gegensatz zu dem rotgefärbten Secret annahm.

Was nun die Resultate der Schleimfärbung angehen, dann habe ich nicht in einem einzigen Schnitte ein absolut negatives Resultat bekommen. Es liegt nämlich an den allermeisten Stellen gleich oberhalb des Oberflächenepithels eine Schleimschicht, welche den Konturen, Cristae und Tälern folgt, und in dem Lumen der Crypten und Drüsen liegt auch ein Schleimpfropf, grösser oder kleiner, und nur ganz vereinzelte Lumina sind leer. Dieses Secret färbt sich immer schnell und stark, wenn auch die Zellen dagegen nur eine sehr geringe oder gar keine Färbung annehmen (z. B. Kaninchen). Dass diese Secretschichten und Pfröpfe von den Zellen abgesondert sind, wird deutlich von den Fäden gefärbten Secretes, die aus den Zellen ins Lumen hinaustreten und hier mit dem Pfropfe zusammenschmelzen, bewiesen.

Eine deutliche Schleimfärbung bekam ich in den Zellen aller untersuchten Arten mit Ausnahme des Kaninchens, wo ich entweder gar keine Reaktion bekam, oder auch nur eine ganz schmale Schicht unter der Cuticula gefärbt wurde. Selbst in Zellen mit deutlichem wabenförmigen Protoplasma färbte der Inhalt der Waben sich nicht. Beim Meerschweinchen zeigten die Oberflächenzellen nur geringe Reaktion, aber die Zellen in den Crypten und Luschkaschen Gängen und speciell in den kleinen Tubuli, die in denselben münden, färbten sich schön. In den Becherzellen sah man sehr schön die einzelnen Schleimgranula distinkt gefärbt und das netzförmige Protoplasma ungefärbt. In Zellen in anderen Secretionsphasen sah

man auch deutlich die Granula in Schichten von verschiedener Zahl, 5—1 (so auch beim Hunde, Ziege, Kalb und Ochs).

Von diesen Fällen abgesehen, gelang mir immer die Färbung der intracellulären Secrete; es zeigte sich aber ein Unterschied in dem Verhältnisse, in welchem die Farbstoffe auf den verschiedenen Zellen wirken. Beim Menschenembryo, Hund, Lamm, Schwein gelang die Färbung mit beinahe gleicher Leichtigkeit für alle Farben; Muchämatein arbeitete doch im ganzen langsamer und unvollständiger, nur beim Ochsen färbte es schöner als Mucicarmin. Mucicarmin mit Vorfärbung (Eisenhämatein Hansen) wirkte in allen Fällen am besten; beim Menschen, Ziege, Hund und Katze erreichte ich mit Muchämatein im ganzen schlechte Resultate.

Beim Hunde bekam ich Bilder, die den mit Eisenhämatein dargestellten, wie Positiv und Negativ entsprachen, indem die klaren Massen sich aus Schleimgranula gebildet zeigten. Hier sah man also dieselbe Reihe verschiedener Entwickelungsstufen wie früher nachgezeigt. Dagegen gelang es mir nicht immer, eine vollständige Schleimfärbung in den Becherzellen und in den Zellen mit axial gestellten Secretmassen zu erlangen, indem dieselben sich ab und zu vollständig färbten; am oftesten aber färbten sich nur einzelne Stränge oder die äusseren Schichten, während die übrigen Teile sich gar nicht färbten. Dieses Verhältnis gilt für alle Arten, besonders deutlich sah ich beim Menschenembryo alle Übergänge zwischen ganz gefärbten und ganz ungefärbten Becherzellen, ohne dass dieselben im geringsten Grade voneinander morphologisch verschieden waren.

Beim Menschen gelang mir übrigens in den meisten Präparaten eine deutliche Schleimfärbung sowohl in dem Oberflächenepithel als auch — und noch stärker — in den Crypten und Drüsen. Alle „Drüsen" zeigten konstant Schleimreaktion und die Zellen waren in allem Wesentlichen anderen Schleim-

zellen ganz ähnlich. In allen Gallenblasen von neugeborenen Kindern fand ebenso eine reichliche Schleimsecretion statt; es fanden sich aber grosse Unterschiede in der Zahl der Becherzellen und ihrer Ausbildung. Wenn man erwägt, dass mein Material von Menschen formolfixiert war — also für Schleimfärbung keine günstige Fixation — scheint es mir, dass ich mit meinen Resultaten zufrieden sein kann.

Die Ursache der erwähnten partiellen Schleimfärbung kann ich nicht angeben. Die Observation stimmt mit derjenigen von Aschoff, und seine Annahme von verschiedenen Vorstadien von Secret, die sich nicht färben, gibt ja eine Art Erklärung. Bei meiner rein morphologischen Untersuchung konnte ich, wie angeführt, keine Ursachen dieser Variationen entdecken, in der Fixierung jedenfalls liegt es nicht.

In den Drüsenzellen von Tieren war die Schleimfärbung immer prachtvoll. Dass die Secretion hier mit der grössten Intensität vorging, bewies die Schnelligkeit, womit die Färbung vorging und die Stärke, die sie erreichte. Die Übereinstimmung mit den mit Eisenhämatein gefärbten Präparaten war wie beim Menschen immer prägnant.

Die meist extremen Zellenformen der Gallenblase, Becher- und Stiftzellen sind ohne Zweifel von ihrer Wirksamkeit im Dienste der Schleimsecretion beeinflusst, indem die Becherzellen ja die secretvollen, die Stiftzellen die secretleeren Zellen sind. Die Becherzellen sind an mehreren Stellen bereits erwähnt, über die Stiftzellen sollen einige Bemerkungen zugefügt werden. Es sind ja sehr lange, dünne Zellen mit strichförmigen Kernen und mit sehr concentriertem Protoplasma. Es finden sich alle Übergänge von den gewöhnlichen Zellen bis zu den extremen Formen, die sehr charakteristisch sind, indem sie so dünn werden, dass die basale Hälfte zu einem eben sichtbaren, peitschenförmigen Ausläufer reduziert wird, der sich nach unten bis gegen die Basalmembran erstreckt (Fig. 37—38).

Der mittlere und obere Teil, wo der Kern liegt, ist immer etwas breiter. Je nachdem die Zelle länger wird, verdichtet sich das Protoplasma mehr und mehr, die Körnchen liegen dichter und dichter und zuletzt färbt sich das Ganze pechschwarz mit Eisenhämatein, so dass nur eine sehr weitgehende Differenzierung einige Unterschiede zwischen Kern und Protoplasma zeigen kann. An einigen Stiftzellen sieht man eine Cuticula, an den meisten dagegen kann man eine solche nicht unterscheiden, weil das Ganze eine kompakte Masse bildet. Ich habe einmal in einer Stiftzelle (Fig. 39) eine Mitose gesehen (Kaninchen)[1].

Die Stiftzellen finden sich in allen Fällen aber in sehr verschiedener Zahl. Beim Hunde standen sie entweder jede für sich oder 4—8 zusammen an den Enden einer Gruppe secretgefüllter Zellen (Fig. 29). Ähnliche Bilder sah ich auch bei den meisten Tieren. Beim Kaninchen waren sie sehr zahlreich und gaben dem Epithel ein sehr charakteristisches Aussehen (Fig. 37—39). Beim Menschen finden sie sich auch sowohl in den Crypten als in dem Oberflächenepithel.

Die Stiftzellen sind als secretleere Zellen zu betrachten, vielleicht bereiten sie sich zu erneuter Secretion; darauf könnte die grosse Menge dichtgedrängter Körnchen im Protoplasma deuten. Dass sie absterben, glaube ich, wie oben angeführt, nicht; ich habe nimmer Bilder von einer Ausstossung gesehen.

Von dem Gallenpigment in den Zellen habe ich nicht viel gesehen, nur ab und zu sah ich in den Gefrierschnitten kleine Tropfen oder Klümpchen in den Zellen liegen.

Man will verstehen, dass die Gallenblasenepithelien sehr interessante und wechselnde Bilder darbieten, denn Zellen mit allen hier beschriebenen Eigentümlichkeiten finden sich bald

[1]) In einigen Stiftzellen finden sich in dem oberen Teil oft noch ein Paar einzelne Schleimgranula oder eine ganze Reihe parallel der Zellenachse und von abnehmender Grösse.

untereinander zerstreut, bald in grösseren und kleineren Gruppen versammelt, aber immer so, dass es ganz deutlich hervorgeht, dass jede einzelne Zelle im Besitz von einer gewissen Selbständigkeit mit Rücksicht auf ihre Teilnahme in den verschiedenen Funktionen (Fettinfiltration, Secretion), ihrem Anfang und Ende, ist, wenn auch diese Prozesse sich ungefähr denselben morphologischen Ausdruck geben.

Nachschrift.

Als meine Arbeit im wesentlichen Ende September 1908 abgeschlossen war, wurde ich mit einer Abhandlung von Shikinami aus Stöhrs Laboratorium bekannt. Die Arbeit behandelt die microscopische Anatomie der Gallenblase und damit auch die Epithelien und die epithelialen Bildungen, die der Gegenstand meiner Untersuchung waren.

In vielen Punkten sind unsere Resultate übereinstimmend, so z. B. sichere Nachzeigung der Cuticula und deren Struktur, doch nimmt Shikinami an, dass die Auflösung in Stäbchen von schlechter Fixierung herrührt; ich fasse sie als Ausdruck vitaler Vorgänge — wenigstens zum Teil — auf. Die Secretion in den Zellen beschreibt Shikinami auch, dagegen scheint er nicht so gute Resultate von seinen Schleimfärbungen bekommen zu haben; so gelang sie nicht in den Drüsen beim Hund. Für die Abbildungen der Schleimfärbung hat Shikinami Präparate mit Delafields Hämatoxylin gefärbt angewandt; weil ich diese Farbe gar nicht angewandt habe, kann ich nicht unsere Resultate vergleichen. Shikinami verneint nach seinen Untersuchungen die Fettinfiltration, übrigens ohne seine Methoden genauer zu beschreiben.

Er fand Drüsen nur im Collum beim Menschen, beschreibt sie als alveolo-tubulös; ich fand sie in drei von fünf Fällen auch in den übrigen Teilen der Gallenblase und meine, dass

sie zum grössten Teil rein tubulös sind. Übrigens werden die Unterschiede in den Resultaten bei Vergleich der beiden Arbeiten vorgehen; ich habe nur einige derselben erwähnt, indem ich wieder hervorhebe, dass wir in vielen Dingen zu ganz derselben Auffassung gelangt sind.

Resumé.

Das hohe cylindrische einschichtige Epithel der Gallenblase bekleidet auch zahlreiche verschieden geformte, oval bis längliche Einstülpungen, die von der Oberfläche aus in die Tunica propria sehr schräg eindringen. Sie machen gewöhnlich an der Muscularis Halt, ab und zu perforieren sie dieselbe und dringen in den äusseren Wandschichten weiter fort, indem sie in verschiedenem Abstand von dem Serosaendothel Halt machen.

Beim Menschen, Ochsen, Kalb, Meerschweinchen, Ziege, Lamm und Schwein münden in diesen Crypten tubuläre, grössere und kleinere, einfach gebaute Drüsengänge mit Zellen vom Bau der Schleimzellen und sich typisch als solche färbend (Mucicarmin, Muchämatein, Toluidinblau). Sie sind in der Schleimhaut zerstreut, beim Menschen besonders im Collum, aber doch nicht hierzu begrenzt. Die Drüsen sind mit Rücksicht auf Häufigkeit, Grösse, Ausbildung und Zahl der Tubuli sehr variabel, im Bau der einzelnen Tubuli aber sehr gleichförmig.

Die Zellen tragen auf ihrer freien Oberfläche eine recht dicke Cuticula, die eine Längsstreifung als Ausdruck ihrer Zusammensetzung von kurzen Stäbchen zeigt.

Die Form der Zellen, Intercellularsubstanz, Schlussleistennetz, die Verhältnisse der Kerne zeigen sich hier wie in anderen einschichtigen Cylinderepithelien. Zwischen den Zellen finden sich ab und zu dünne Protoplasmabrücken.

Beim Hunde, bei der Katze und bei der Ziege und in einem Falle von Menschen zeigte sich in gewissen Epithelzellen eine reichliche Infiltration mit Fettkörnchen, die sich schnell und typisch mit Sudan III färbten. Welche Rolle diese Fettinfiltration für die Zelle spielt, kann ich nicht entscheiden, ebensowenig die Faktoren, welche die Anwesenheit des Fettes bedingen.

Centralkörperchen wurden in zahlreichen Zellen als ein Mono- oder Diplosoma von einer Sphäre umgeben nachgezeigt. Die Sphäre war deutlich von dem übrigen Protoplasma differenziert. Mitosen fanden sich nur in sehr geringer Menge, Amitosen gar nicht.

In den Zellen sowohl der Oberfläche als in den Crypten und namentlich in den Drüsen findet eine starke Secretion statt; das Secret zeigt sich morphologisch immer als Schleim. Tinctoriell gesehen gibt das Secret oft und bei allen untersuchten Arten eine typische Schleimfärbung, die doch ab und zu partiell ist, weil sich nur gewisse Teile des Secretes färben, andere nur partiell und andere gar nicht, obgleich die Zellen, deren Secret sich färbt, gar nicht von den anderen, die sich nicht färben, morphologisch verschieden sind. Ob der Schleim nur auf einer bestimmten Entwickelungsstufe gefärbt wird oder die Zellen ab und zu ein anderes Secret, das nur Schleim ähnlich sieht, aber nicht wie dieser gefärbt wird, absondern, kann nicht entschieden werden.

Die Vorstadien des Secretes finden sich als grössere oder kleinere Körner in dem Protoplasma, sie färben sich sehr stark mit Eisenhämatein (Hansen, Heidenhain).

Die Zellen zeigen charakteristische Verschiedenheiten, die

von den verschiedenen Stufen der Schleimsecretion bedingt werden.

In zahlreichen Zellen findet man ein System von verschieden geformten, aber immer denselben, Kanälen, deren Inhalt — es sei nun Protoplasma oder eine Flüssigkeit — von dem übrigen Protoplasma sehr verschieden ist. Die Kanäle sind scharf begrenzt. Ich nehme an, dass die Kanäle ein intracelluläres Trophospongium (Capillarsystem) repräsentieren. Irgendwelche Beziehungen zu anderen Zellen habe ich nicht gesehen, die genaue Entscheidung ist doch sehr schwierig.

Tabelle I.

Einige Messungen von Crypten, um die verschiedene Grösse derselben zu demonstrieren. Es sind die zwei grössten Diameter, der eine parallel der Oberfläche der Schleimhaut, der andere lotrecht derselben (Mass μ) Mensch.

+	⊥	+	⊥	+	⊥	+	⊤
370	85	300	100	360	100	200	100
200	80	310	100	410	115	190	80
220	90	80	55	150	75	180	70
225	100	150	55	125	150	350	100
900	150	300	85	280	80	420	100
175	50	290	90	635	120	140	100
180	80	200	80	550	100	275	45
310	120	235	100	540	75	315	90
230	230	160	75	410	75	500	100
250	75	250	235	440	75	480	85
360	100	270	95	525	125	375	135
1000	400	700	120			420	85

Grösste Länge und Breite einiger grösseren Drüsen (die Crypta, die in der Mitte liegt, ist mitgerechnet): Mensch

420—170, 575—300, 440—500, 750—500, 425—210, 550—210, 820—400, 625—550, 700—575.

Die einzelnen Tubuli zufällig gewählter Drüsen. Mensch.

Grösster Diameter:	Drüse	I	60, 50, 75, 50, 40, 60, 100, 75, 70, 50, 85, 75, 70, 60, 50, 80, 60, 75, 100, 70,
„ „	„	II	35, 65, 40, 30, 25,
„ „	„	III	40, 45, 40,
„ „	„	IV	55, 70, 40, 40, 50, 40,
„ „	„	V	50, 100, 75, 50, 55, 100, 100.

Die grössten Diameter „Luschaschen Gänge“ parallel der Oberfläche und lotrecht derselben. Mensch.
200—125, 175—175, 500—275, 200—75, 700—275, 1075—175, 600—1000, 500—350.

Drüsentubuli beim Ochsen, die am häufigsten gemessenen grössten Diameter 40, 30, 20, 59, 65, 35, 60, 100 selten.

Die zwei grössten, aufeinander lotrechten Diameter der Tubuli einer zufällig gewählten Drüsengruppe (Form der Tubuli regelmässig oval):
110—30, 65—40, 40—30, 30—40, 30—20, 20—20, 40—30, 20—30, 35—30, 30—20, 30—30, 50—25, 40—50.

Dasselbe: Lamm: 35—20, 30—20, 40—35, 60—40, 35—30, 45—25, 40—35, 35—40, 25—45.

„ Schwein: 50—50, 60—35, 50—65, 60—35, 30—35, 60—65, 150—40 30—20, 20—15, 55—55, 70—40, 10—20.

Crypten vom Hunde, in der Nähe der Basis gemessen. (Mass wie oben) 50—25, 55—30, 65—55, 55—45, 40—30, 30—25.

Tabelle II.

Höhe der Zellen variiert beim Menschen: 25 μ—30 μ.
Breite „ „ „ „ „ 6,5 μ—8,8 μ.
Länge der Kernen „ „ „ 7,0 μ—7,5 μ.
Breite „ „ „ „ „ 5,8 μ—6 μ.

Kerne der Stiftzellen haben eine Länge von ca. 11,4 μ, Breite 2,5—2,8 μ.

Kerne der secretvollen Drüsenzellen haben eine Länge von ca. 13,1 bis 13,5, Breite 3—3,3 μ.

Höhe der Zellen beim Hunde (Oberfläche) 21,5—26 μ, Crypten 14—16—20 μ.
„ „ „ „ Kaninchen zwischen 17—37 μ variierend.
„ „ „ „ Lamme zwischen 17—22 μ variierend.
„ „ „ „ Kalb im Durchschnitt 23 μ.

Literaturverzeichnis.

1. Aschoff, Bemerkungen zur pathol. Anatomie der Cholelithiasis und Cholecystitis. Verhandl. d. Deutsch. pathol. Gesellschaft 1905.
2. *Bolay, Recherches sur les glandes de la vesicule biliaire à l'état normal et pathologique. Thèse Lausanne (Referat nach Schwalbe).
3. v. Ebner, siehe Koelliker, Handbuch der Gewebelehre.
4. Frey, H., Handbuch der Histologie und Histochemie des Menschen 1876.
5. Friedreich, Cyste mit Flimmerepithel in der Leber. Virchows Archiv. Bd. XI. 1857.
6. Gegenbauer, Lehrbuch der Anatomie des Menschen 1883.
7. Gerlach, Handbuch der allgemeinen und speziellen Gewebslehre 1848.
8. Hansen, Fr. C. C., Über Eisenhämatein, Chromalaunhämatein, Tonerdealaunhämatein, Hämateinlösungen und einige Cochenillefärblösungen. Zeitschr. f. wiss. Microsc. Bd. 22. H. I.
9. — Über die Ursachen der metachromatischen Färbung bei gewissen basischen Farbstoffen. Zeitschr. f. wiss. Microsc. Bd. 25. H. II.
10. Heidenhain, M., Neue Untersuchungen über die Zentralkörper usw. Arch. f. microsc. Anatomie. Bd. 43. pag. 423.
11. — Noch einmal über die Darstellung der Zentralkörper durch Eisenhämatoxylin. Zeitschr. f. wiss. Microsc. Bd. 13. pag. 186.
12. Heister, Compendium anatomicum 1717.
13. Henle, Handbuch der Eingeweidenlehre des Menschen. 1873. pag. 224.
14. Hering, siehe Strickers Handbuch der Gewebelehre.
15. Huschke, siehe Sömmering, Lehre von den Eingeweiden und Sinnesorganen 1844.
16. Janowski, Über Veränderungen in der Gallenblase bei Vorhandensein von Gallensteinen. Beitr. f. pathol. Anat. und f. allg. Pathol. red. v. E. Ziegler. Bd. 10. pag. 449. 1891.
17. Koelliker, Microscopische Anatomie. 1850.
17a. — Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 1859, 1863, 1867.
17b. — Handbuch der Gewebelehre. v. Ebner 1902. Bd. 3.
18. Krause, Handbuch der menschlichen Anatomie. 1842. pag. 646.

19. Leydig, Lehrbuch der Histologie des Menschen. 1851.
20. Lubarsch, Über heterotope Epithelwucherungen und Krebs. Verhandl. d. Deutsch. pathol. Gesellsch. 1907.
21. Luschka, Die Drüsen der Gallenblase des Menschen. Zeitschr. f. nat. Med. 32. Bd. 4. pag. 189. 1858.
22. — Die Anatomie des menschlichen Bauches 1863. pag. 263.
23. Müller, Zur pathologischen Bedeutung der Drüsen in der menschlichen Gallenblase. Dissertation Kiel 1895.
24. Poirier, Traité d'Anatomie humaine Tome IV.
25. Rauber, Lehrbuch der Anatomie. 1902. Bd. I.
26. Raynal, Recherches sur la vesicule biliaire, Thèse, Toulouse 1894.
26a. Renaut, Traité d'Histologie pratique. Tome III.
27. Sappey, Traité d'Anatomie descriptive. Ed. 3. T. 4. 1879.
28. Schaeppi, Über den Zusammenhang der Epithelzellen des Darmes. Arch. f. microsc. Anat. Bd. 69. H. 4. pag. 791.
29. Schiff, Jul., Über die Drüsen der Gallenblase und ihre pathologische Bedeutung. Diss. Freiburg 1898.
30. Shikinami, Beiträge zur microscopischen Anatomie der Gallenblase. Anat. Hefte. H. 110. (Bd. 36. H. 3). pag. 556.
31. Sömmering, Vom Baue des menschlichen Körpers. 1844. Bd. 5. siehe Hüschke.
32. Steiner, Über das Epithel der Ausführungsgänge der grösseren Drüsen des Menschen. Arch. f. microsc. Anat. Bd. 12. 1892. pag. 484.
33. Stöhr, Lehrbuch der Histologie.
34. Strickers, Handbuch der Gewebelehre. 1871. Kap. XVIII. E. Hering. Lehrer.
35. Sudler, The architecture of the gall-bladder. John Hopkins Hosp. Bull. Vol. XII. 1901.
36. Testut, Traité d'Anatomie. Tome 4. 1901. pag. 317.
37. Toldt, Lehrbuch der Gewebelehre. 1877.
38. Virchow, Zur Entwickelungsgeschichte des Krebses etc. In Virchows Arch. Bd. 1. 1847. pag. 105, 106, 164.
38a. — Über Blut, Zellen und Fasern. Archiv. Bd. 3. 1851. pag. 228.
38b. — Nachschrift. Archiv. Bd. 11. 1857. pag. 469.
38c. — Über das Epithel der Gallenblase und einen intermediären Stoffwechsel des Fettes. Archiv. Bd. 11. pag. 514.
30. Weltz, Über Divertikel der Gallenblase. Diss. Kiel 1894.
40. Zenker, Der primäre Krebs der Gallenblase. Deutsch. Arch. f. klin. Med. 1889. Bd. 44. pag. 159.
41. Zimmermann, Beiträge zur Kenntnis einiger Drüsen und Epithelien Arch. f. microsc. Anat. Bd. 52. pag. 552.
42. Encyklop. d. mikroskop. Technik 1903. (Ehrlich, Krause usw. Artikel: Schleimfärbung.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. Querschnitt. Fundus. Vergrösserung 124 fach. Eine unregelmässig geformte Crista, zwei Drüsengruppen mit stark secretvollen Zellen. In den folgenden Schnitten confluierten die Tubuli zu zwei länglichen Crypten. Muscularis fängt gleich unterhalb der Drüsen an. Links sieht man das Ende einer Crypte.

Fig. 2. Fundus. Querschnitt. Oberflächenepithel nicht secernierend, man sieht die Basis einer Crista. Eine längliche Crypta hat sich eben in zwei Äste geteilt, dicht an der Unterseite und dem einen Ende derselben eine Drüsengruppe (Typus II), deren Tubuli successive in die Crypte einmünden, von diesem Prozesse sieht man mehrere Stadien. Die Drüsenzellen stark secretgefüllt. Vergrösserung 280 fach.

Fig. 3. Querschnitt. Corpus. Cristae verschiedener Form. In der Basis der Crista sieht man eine Crypte. In der Crista rechts drei Zweige einer später länglich werdenden Crypte, die beinahe wagerecht in die Basis der Crista eindringt. Links eine Reihe von secernierenden Tubuli, parallel der Oberfläche. Muscularis in Zügen, die in der Schleimhaut zerstreut liegen, geteilt. Mehrere Crypten, Oberflächenepithel nur angedeutet. Vergrösserung 170 fach.

Fig. 4. Einmündung einer grossen Crista auf der Oberfläche. In der Crypta sind successive drei kleine Cryptae eingemündet, so dass das Ganze eine unregelmässige Einstülpung der Oberfläche bildet (siehe Text). Die grosse Crypte ist von den zwei grösseren Cristae — die Reste der oberen Wand — begrenzt, rechts und links erkennt man noch die Form und Dimensionen der Crypta, rechts sind dann zwei kleine, ovale, und in der Mitte der untersten Wand eine längliche Crypta eingemündet; die Form derselben ist noch deutlich.

Fig. 5. Drei secernierende Tubuli dicht an der einen Ecke einer Crypta.

Fig. 6. Dasselbe ein paar Schnitte weiter. Der am nächsten liegende Tubulus in der Crypte eingemündet, und derselbe präsentiert sich als eine rund-

liche Verlängerung derselben. Deutlicher Unterschied zwischen den Zellen der Tubuli und den Crypten-Zellen. Vergrösserung ca. 480 fach.

Fig. 7. Drüsengruppe mit verschieden geformten Tubuli, die nach und nach confluieren (cf. Fig. 1). Nach oben eine Crypta, deren Epithel auf einem Punkte mit dem Oberflächenepithel in Verbindung ist. (Erstes Stadium der Einmündung.) Vergrösserung ca. 400 fach.

Fig. 8. Eine grosse Drüsengruppe aus Fundus (Fall I). In der Mitte eine Crypta sich in zwei Endzweige teilend. Der Schnitt liegt dicht an der Basis, darum sind mehrere Reihen von Kernen und Zellenkörpern getroffen. Die Crypta ist ganz und gar von Drüsentubuli, die nach und nach in dieselben einmünden, umgeben. Einige Tubuli confluieren miteinander. Vergrösserung ca. 170 fach.

Fig. 9. Corpus. Zwischen zwei verschieden geformten Cristae eine tiefe Einsenkung, in welcher ein „Luschkas Gang" wieder in zwei geteilt, die Muscularis perforierend, mündet. Fig. 1—9 sind alle vom Menschen.

Fig. 10. Querschnitt; von neugeborenen Menschen (Nr. 3). Crypta mit Drüsenlagen.

Fig. 11. Querschnitt. Hund, 3 Crypten, die eine in Verbindung mit dem Oberflächenepithel. Die verschiedenen Zellen sowohl der Oberfläche als der Crypten, in verschiedenem Grade gekörnt, die klaren Teile der Zellen sind Anhäufungen von Secret. Vergrösserung ca. 470 fach.

Fig. 12—13. Kaninchen. Luschkasche Gänge. In Fig. 12 liegen sie ganz nach aussen von Muscularis; nachdem sie diese perforiert haben, treten sie auf Fig. 13 mit der Oberfläche in Verbindung. Vergrösserung 170 fach (Fig. 12), 124 fach (Fig. 13).

Fig. 14. Schwein. Querschnitt. Zwei Drüsengruppen. Typus tubuloalveolär. Mehrere Tubuli in Längsschnitt getroffen.

Fig. 15. Schrägschnitt aus Fundus (Fall I.). Eine der drüsenreichsten Stellen im Fundus. In den tiefen Lagen der Tunica propria und den obersten Schichten der Muscularis liegen zahlreiche Crypten, um einige derselben sind grössere und kleinere Drüsenkomplexe angeordnet. Dass die Zellen der letzten klarer als die Cryptenzellen sind, von den der grossen ausgebildeten Crypten deutlich verschieden, und Schleimzellen ganz ähnlich sind, geht schon bei dieser geringen Vergrösserung hervor. Die Drüsenkomplexe sind durch Züge von Muskel- und Bindegewebe unvollständig geschieden. Zahlreiche verschiedene Stadien von dem verschiedenen Verhalten der kleinen Tubuli, sowohl wenn sie miteinander als mit den Crypten und Zweigen derselben confluieren, die verschiedene Grösse der Tubuli und die verschiedene Form der Drüsenkomplexe. Microphotographie. Vergrösserung ca. 40 fach.

Fig. 16. Querschnitt. Ochsengallenblase. Die Oberfläche mit kurzen Einsenkungen. In einer recht dicken Schicht parallel der Oberfläche liegen Drüsen, grössere und kleinere in verschiedener Dichte. Grosse lymphoide Infiltrationen umgeben grosse, parallel mit der Oberfläche laufende Gänge, in welchen die naheliegenden Drüsen einmünden. Microphotographie. Vergrösserung 30 fach.

Fig. 17. Querschnitt, aus Fig. 16. Secretleere und secretvolle Drüsen. Die Form, Grösse und Verzweigungstypen der Drüsen tritt deutlich hervor. Microphotographie. Vergrösserung 58 fach.

Fig. 18. Drüsengruppe vom Schwein. In dem Oberflächenepithel zahlreiche Becherzellen. Microphotographie. Vergrösserung ca. 60 fach.

Fig. 19. Drüse. Lamm. Nach unten die im Texte erwähnten Kanäle (siehe dort). Vergrösserung ca. 400 fach.

Fig. 20. Hund. Zellen, deren Cuticula in Stäbchen aufgelöst sind. Äusserst eine stark, recht grob-granulierte Schicht, das übrige Protoplasma wabenförmig.

Fig. 21. Hund. Cuticula. Schlussleisten, in dem schleimgefüllten Teil unterscheidet man ganz klare und graue Partien, hier liegt das Centrosoma. Danach folgt eine niedrige Schicht dichtgestellter Granula.

Fig. 22. Zellen von beinahe demselben Typus als Fig. 21 (Hund), die Granula sind grösser und in mehreren Schichten angeordnet.

Fig. 23. Hund. Cuticula in Stäbchen aufgelöst. Die äusserste schmale Zone enthält grosse Schleimgranula, dann folgt eine niedrige gekörnte Schicht, nach unten zu wird das Protoplasma mehr und mehr wabenförmig. Der Inhalt dieser „Waben" färbt sich mit Mucicarmin nicht constant.

Fig. 24. Cuticula wie Fig. 23, darunter deutliche Kittleisten. Die äusserste, verschieden dicke Zone mit Schleim gefüllt, dann folgt die Granulaschicht und oberhalb des Kernes die intracellulären Kanäle.

Fig. 25. Ganz schleimgefüllte Zelle und ruhende Zellen. Hund.

Fig. 26. Die gewöhnlichste Form der Becherzellen. („Tonnenform") Hund.

Fig. 27. Eine Gruppe secretvoller Zellen, die Kerne gross, färben sich schwach. An den Seiten stark granulierte, ruhende Zellen. Hund.

Fig. 28. Zellen aus der Gallenblase einer neugeborenen Katze. Die Zellen enthalten nicht fertig gebildetes Secret, die meisten aber die stark gefärbten, körnigen Vorstufen in verschiedener Menge, in zwei Zellen sind sie so dichtgedrängt, dass sie gar nicht differenziert werden können.

Fig. 29. Hund. Eine Gruppe stark secretgefüllter Zellen, das nicht umgebildete Protoplasma zu ganz dünnen, eben sichtbaren Strängen reduziert. An den Seiten Stiftzellen und beinahe secretleere Zellen.

Fig. 30. Hund. Die Basis einer Crypta. Das intracelluläre Kanalsystem. Die Intercellularräume hier ausgedehnt.

Fig. 31. Hund. Querschnitt einer Crypte, zeigt das gewöhnliche Aussehen nicht secretvoller Cryptenzellen. Die Zellen stark granuliert, besonders in einer mittleren Zone, hier sind die Granula in Längsreihen geordnet. Verschiedene Formen der intracellulären Kanäle.

Fig. 32. Hund. Zellen von der Fläche gesehen. Grosse und kleinere Granula in dem netzförmig angeordneten Protoplasma (Einstellung auf der Partie gleich unter der Cuticula).

Fig. 33. Menschen. Verschiedene Formen der Kanäle, die übrigen Protoplasmastrukturen der Übersicht halber nicht gezeichnet.

Fig. 34. Hund. Zellen ohne ausgebildetes Secret. In der äussersten Zone färbt das Protoplasma sich beinahe diffus, weil die Granula klein und dichtgestellt sind.

Fig. 35. Mensch. Verschiedene Zellentypen. Stiftzelle, secretvolle Zellen, rechts ein axialgestellter Secretpfropf.

Fig. 36. Neugeborenes Kind. Becherzellen und secretgefüllte Zellen, das Epithel zweireihig.

Fig. 37—38. Zellengruppen von Kaninchen, verschiedene Zellenformen zeigend. NB. die stark gefärbten Stiftzellen, Obj. D u. Okular 4.

Fig. 39. Zellenformen. Kaninchen. In der Stiftzelle rechts eine Mitose (Diaster von der Seite gesehen). Das Protoplasma in verschiedenem Grade gekörnt, die Körner zeigen auch verschiedene Färbbarkeit. Die Stiftzelle links hat seinen Kern an der Basis, sonst liegen alle Kerne in der äusseren Hälfte der Zellen.

Fig. 40—41. Zellen mit Kernteilungsfiguren. Kaninchen.

Fig. 42. Hund. Zellen mit Vacuolen (nach Fettinfiltration).

Fig. 21, 22, 35, 36, 39—41 mit Heidenhains Eisenlackmethode dargestellt, die anderen mit Hansens Eisentrioxyhämatein.

Fig. 20—42 (mit Ausnahme Fig. 37—38) mit Leitz Immersionslinse $^1/_{12}$ und Kompensationsocular 6, und alle Figuren mit Abbes Zeichenapparat gezeichnet.

Aus der anatomischen Anstalt des Carolinischen Institutes in Stockholm.

DIE BRUSTFLOSSE DER SELACHIER.

EIN BEITRAG ZU DEN EXTREMITÄTEN-THEORIEN.

VON

ERIK MÜLLER,
STOCKHOLM.

Mit 62 Figuren auf den Tafeln 27/46.

Im Anschluss an meine Untersuchungen über die Armarterien bei dem Menschen und den Säugetieren stellte sich sehr natürlich die Frage auf, wie die Flossenarterien bei den Selachiern sich verhalten. In der Literatur fand ich bloss die Angabe, dass nach jeder Flosse eine A. subclavia verläuft. Für ihr weiteres Schicksal in der freien Flosse scheint man kein weiteres Interesse zu haben, denn hierüber fehlte jede Angabe. Schon vor mehreren Jahren machte ich Injektionen bei Spinax niger und Acanthias vulgaris und stellte die anatomischen Verhältnisse der Flossenarterien fest. Gleichzeitig machte ich über denselben Gegenstand embryologische Untersuchungen, welche mit vielen Schwierigkeiten verbunden waren, und fand so, dass mehrere segmental angeordnete Arterien bei den Embryonen in einem frühen Stadium in die Flosse hineinzogen, wo sie komplizierte Netze bildeten, aus denen die bleibenden Arterienstämme hervorgingen. Um die morphologischen Verhältnisse der Arterien zu deuten, wurde es inzwischen notwendig, die Flossennerven genau kennen zu lernen. Hierüber lagen zwei umfassende Arbeiten von Braus vor. Bei dem Studium derselben machte sich aber bald das Bedürfnis geltend, durch eigene Untersuchungen über dieses schwierige Objekt zur Klarheit zu kommen. Das aber war nicht leicht. Bedeutende technische Schwierigkeiten begegnen dem Forscher bei den Versuchen, die Flossennerven darzustellen, da sie in ihren Verästelungen zu fein sind, um in gewöhnlich

macroscopischer Präparierweise hervorzutreten, während sie andererseits für die microscopische Technik zu grob sind. Es wurde darum notwendig, eine besondere Methode zu finden, durch welche die Nerven bis in ihre feinsten anatomischen Verästelungen verfolgt werden konnten. Das Studium der Nerven führte aber dasjenige des Sceletes und der Muskeln der Flosse mit sich, daher entfernte sich die Aufgabe immer mehr von den erst gestellten Grenzen, und so kam es, dass die Untersuchung schliesslich sämtliche Bestandteile der Flosse umfasste.

Die Beschäftigung mit der Anatomie der Flossenbestandteile führte mich auch in die Gebiete der berühmten Extremitätentheorien, welche seit den Untersuchungen von Gegenbaur, Balfour und Thacher das Interesse der Forscher in hohem Grade erregt haben. Eine Durchsicht der bedeutenden Literatur über diesen Gegenstand lehrte vor allem, wie viel man in diesen Dingen spekuliert hat, und wie wenig wir eigentlich über die faktischen Verhältnisse unterrichtet sind. Die folgende Untersuchung setzt also als ihr Hauptziel die mehr bescheidene Aufgabe, unsere Kenntnisse über die Bestandteile der Selachierflosse wenn möglich zu erweitern. Es werden nur solche Schlüsse gezogen, welche direkt aus den festgestellten Facta hervorgehen.

Die Anwendung der von mir gebrauchten Methoden fordert frisches Material. Nun aber sind hier bei uns im Norden nur Spinax niger, Acanthias vulgaris, Raja radiata und clavata zu haben. Den Mangel, welcher meiner Untersuchung insofern anhaftet, als nicht noch mehr verschiedene Repräsentanten der Selachier untersucht werden konnten, habe ich dadurch zu eliminieren versucht, dass ich eine grössere Anzahl von jeder der genannten Formen bezogen habe. Hierdurch glaube ich Resultate gewonnen zu haben, welche für die Selachier im allgemeinen gelten. Dies als Erklärung für den vielleicht etwas anspruchsvollen Titel.

Die betreffende Untersuchung wurde im Sommer 1904 auf der zoologischen Station zu Dröbak begonnen. Dem damaligen Vorsteher Prof. Dr. Christian Schreiner sage ich hiermit meinen verbindlichsten Dank für das freundliche Wohlwollen, mit dem er mir Material und Arbeitszimmer zur Verfügung gestellt hat. Ich habe mit Spinax niger angefangen und bin dann zu Acanthias übergegangen, und zwar besonders wegen der Grösse dieses Tieres. Die Fortsetzung meiner Arbeit erfolgte auf unserer zoologischen Station Kristineberg, und ich bin dem Direktor der Station Prof. Dr. Hj. Theel zu besonderem Danke verpflichtet für die grossen Dienste, die er mir erwiesen hat durch Überlassung von Material und sein sonstiges grosses Entgegenkommen, ohne welches ich meine Arbeit nicht hätte zu Ende führen können.

Acanthias vulgaris.

Die Gestalt der Brustflosse im allgemeinen.

Die Acanthiasflosse stellt ein horizontal von der Körperwand herausragendes Gebilde dar, an welchem man, von der Fläche gesehen, drei Ränder wahrnehmen kann. Der äussere Rand fällt ab nach aussen und hinten, der hintere steht ungefähr quer; auf dem inneren nach der Körperwand gerichteten Rand kann man zwei Teile unterscheiden: einen hinteren freien, von der Rumpfwand abgelösten Teil und einen vorderen, welcher eine Ausdehnung von ca. 4,5 cm hat und den Übergang zwischen dem Rumpfe und der Extremität darstellt. Er bildet also die natürliche Basis der Extremität. Gerade cranialwärts von demselben befindet sich die letzte Kiemenspalte.

Nachdem die Haut und das unterliegende Bindegewebe nebst der hie und da zu einer deutlichen Fascia verdichteten Muskelhülle weggenommen sind, tritt die Extremitätenmuskulatur (Fig. 30, Taf. 29/30) in Form von einer fächerförmigen Bildung hervor, deren Spitze nach oben in der Ecke zwischen der Kiemenbogenmuskulatur und der Körperwandmuskulatur hervortritt. Um die ganze Muskelschicht übersehen zu können, muss man die nächstliegende Visceralmuskulatur ablösen, weil sie ihren Ursprung von der Fascia der cranialen Extremitätenmuskulatur erhält. Von hier aus verbreiten sich die Muskelbündel strahlenförmig, so, dass die am meisten cranialwärts belegenen beinahe horizontal nach aussen verlaufen, während die caudalen einen longitudinalen, mit dem Körper parallelen Verlauf nehmen. Den Übergang zwischen diesen Extremen vermitteln die zahlreichen schrägen Muskeln. In der Mitte befinden sich ca. 20 deutliche Mm. radiales, nach beiden Seiten, sowohl cranial- wie caudalwärts ist die Muskelmasse undifferenziert. Der ventrale Teil des Schulterbogens ist durch eine Einsenkung zwischen der quergegliederten Rumpfmuskulatur ausgeprägt.

Im Gebiete des vorher als Extremitätenbasis bezeichneten Abschnittes liegt der longitudinal verlaufende, mediale Rand der Extremität dicht an der Rumpfmuskulatur. Derselbe wird von dem medialen Rande des Metapterygiums und den Rändern der dorsalen und ventralen Muskulatur gebildet und hat die Form von einer dreiseitigen Fläche mit der Basis nach den Schulterbogen und der Spitze caudalwärts und zwei Seiten, einer vorderen und einer hinteren. Den Zusammenhang vermittelt nach Wegschiebung der Haut eine ziemlich derbe Fascia, welche von der Extremität nach dem Rumpfe geht. Nach Wegnahme derselben findet man einen Spaltraum von bedeutender Tiefe, durch lockeres Bindegewebe ausgefüllt, welches medial von der Körperwand, lateral von der

oben beschriebenen dreiseitigen Fläche begrenzt ist. Nach unten erhält dieser Spaltraum, welcher mit der Achselhöhle höherer Wirbeltiere verglichen werden kann, seinen Abschluss durch die oben beschriebene Hautfalte. Wenn man nämlich hier eindringt, findet man acht bis neun durch die Körperwand durchtretende Extremitätennerven, welche sich je in einen Beuge- und Strecknerv gabelförmig teilen. In den Nervengabeln (siehe Fig. 39, 44 u. 45) liegt die längsverlaufende A. pterygialis medialis. In der Nähe derselben die V. pterygialis medialis.

Die Grundform ist also von der Fläche gesehen eine dreieckige Falte, welche mit breiter Basis an der Körperwand befestigt ist. Ganz rein aber ist diese Form nicht, weil der hintere Teil des befestigten Randes von der Rumpfwand abgelöst ist. Im ganzen betrachtet ist die Form die eines in ventro-dorsaler Richtung etwas abgeplatteten Conus, welcher lateralwärts in einen dünnen Abschnitt fortsetzt. Die genannte geometrische Form ist im embryonalen Zustande noch deutlicher vorhanden. In diesem Zustande ist es natürlich voll berechtigt, von einer Basis und einer Achse zu sprechen. Die Basis bildet die Befestigung an der Rumpfwand. Die Achse geht von der Mitte dieser Fläche nach der Spitze. Bei der ausgewachsenen Form ist die Grundform etwas abgeändert durch die Ablösung des hinteren Teiles von der Rumpfwand. Die Achse erfährt hierdurch eine Abweichung caudalwärts, kann aber sehr wohl beibehalten werden, wie die Untersuchung der inneren Teile lehrt.

Nach dieser allgemeinen Übersicht der uns interessierenden Flosse, welche notwendig Einleitung zu dem folgenden ist, gehe ich zu der speciellen Beschreibung der besonderen Organe über.

Das Skelet der Brustflosse.

Das Flossenskelet der Selachier ist durch die klassischen Arbeiten von Gegenbaur wohl bekannt. Freilich sind auch

Huxley, Thacher und Mivart mit der descriptiven Anatomie dieses Gegenstandes beschäftigt gewesen. Ihre Untersuchungen sind aber lange nicht so tiefgehend und gründlich wie diejenigen Gegenbaurs. Man mag über die Extremitätentheorie von Gegenbaur denken, wie man will, immer bleibt es sein grosses und bestehendes Verdienst, die primitivste Form der Wirbeltierextremität entdeckt und eingehender beschrieben zu haben. Trotzdem also, dass das Skelet zu den best bekannten Teilen der Flosse gehört, wird es doch notwendig, teils wegen der Untersuchung der Weichteile, teils für die allgemeine Auffassung der Flosse auf gewisse Details näher einzugehen, wobei Beschreibungen von schon bekannten Verhältnissen nicht vermieden werden können.

Der Schultergürtel der Selachier besteht aus einem bogenförmigen Stück, welches ventralwärts mit demjenigen der anderen Seite unter der Herzgegend verbunden ist. Das dorsale Ende läuft bei den Haien spitzig aus und bildet bei Acanthias sogar ein besonderes Knorpelstück, welches durch Bandmasse mit dem Hauptstücke verbunden ist.

Der Schulterbogen von Acanthias (Fig. 2 u. 30) zeigt ein sehr deutliches Relief, hervorgerufen von den umgebenden Muskeln. Im allgemeinen unterscheidet man einen ventralen und einen dorsalen Teil, das Coracoid und die Scapula, deren Grenzmark an der Befestigungsstelle der freien Flosse belegen ist. Um das topographische Verhältnis zu der Umgebung darzulegen, teilt man am besten den Schulterbogen von Acanthias in drei Teile, einen ventralen, einen mittleren, an dem die freie Flosse angefügt ist, und einen dorsalen. Auf dem ventralen Stücke kann man drei deutliche Flächen unterscheiden: eine craniale, welche nach vorne und aussen gerichtet ist, eine caudale nach aussen und hinten schauend und eine, die breiteste, nach innen gewendet. Die erste bildet den Ursprung des M. coracohyoideus, die zweite denjenigen der segmentalen,

ventralen Körpermuskeln, die dritte ist frei von Muskeln und gegen die Körperhöhle gerichtet. Auf der äusseren Fläche des mittleren Teiles beobachtet man ein deutlich dreiseitiges, von Muskeln unbedecktes Stück, von dessen cranialem Rande der letzte M. coracobranchialis entspringt. Der mittlere Teil des Schulterbogens ist platt in der Richtung von aussen nach innen und in cranio-caudaler Richtung verbreitert, caudalwärts läuft er in zwei Fortsätze aus: einen ventralen Processus muscularis und einen dorsalen Gelenkfortsatz, welcher nach vorne und ventralwärts in eine erhobene Linie ausläuft, während am cranialen Rande der äusseren Fläche der von Gegenbaur beschriebene eigentümliche Fortsatz sich erhebt. Er hat die Form einer 5 mm breiten, 12—17 mm langen, cylindrischen Erhebung, welche von queren, weissen Scheiben aufgebaut ist. Die äussere Fläche des mittleren Teiles wird ganz von einer gut abgegrenzten, muldenförmigen Einsenkung eingenommen, und in dieser, ungefähr in der Mitte zwischen der Gegenbaurschen Erhebung und dem Processus articularis, einige Millimeter oberhalb der Crista propterygii findet man die Öffnung des ventralen Nervenkanales. Die innere Fläche des mittleren Teiles ist natürlich gegen die Rumpfhöhle gerichtet und trägt hier den sehnigen Apparat, welcher im Zusammenhang mit der Vena subclavia später beschrieben werden soll. Innerhalb dieser Fläche, ungefähr in der Höhe des Processus articularis liegt die von Gegenbaur beschriebene kleine Grube, in welcher die zwei Nervenkanäle ihren Anfang nehmen. Hiervon divergieren sie in ihrem Verlaufe. Der ventrale läuft fast gerade lateralwärts und öffnet sich auf der äusseren Seite des Schulterbogens mit einem Loche, welches oben beschrieben ist. Der dorsale Kanal läuft nach oben und hinten und endet mit einem Loche gerade dorsalwärts von dem Processus articularis, medial von der Crista propterygii. — Der dritte Teil des Schulterbogens ist deutlich vierseitig mit

abgerundeten Kanten. Die dorsale Fläche liegt unbedeckt von Muskeln. Auf der caudalen Fläche inseriert in einer Ausdehnung von 10 mm dorsal von der Crista propterygii der M. pterygialis dorsalis. Weiter dorsalwärts inseriert die ventrale Rumpfmuskulatur. An der entgegengesetzten Fläche, d. h. an der cranialen, befestigt sich die scapulare Portion des M. trapezius. Der Abstand zwischen dem Ursprunge des M. coracobranchialis und der Insertion des M. trapezius ist muskelfrei. Er entspricht dem oben beschriebenen Gegenbaurschen Fortsatze. Hier ist der letzte Branchialbogen an dem Schulterbogen befestigt, wie schon Gegenbaur hervorhebt. Die Spitze der Scapula senkt sich in die dorsale Stammuskulatur hinein. Die ventrale Fläche ist gegen die Rumpfhöhle gewandt mit Ausnahme der genannten Spitze in der Stammuskulatur.

Die drei obengenannten Teile des Schulterbogens verhalten sich also sehr charakteristisch zu der Umgebung. Der ventrale Teil hat keine Beziehung zu der eigentlichen Extremität, eingebettet wie er ist in die hypobranchiale und spinale Muskulatur. Der zweite, mittlere Teil entspricht der freien Extremität caudalwärts und grenzt cranialwärts an den letzten Branchialbogen. Der dritte dorsale Teil ist von dem M. trapezius, der ventralen Körpermuskulatur und dem dorsalen M. pterygialis umgeben.

Die Arbeiten von Gegenbaur über das Skelet der freien Flosse fangen mit einer Untersuchung der Brustflosse an. Die Flosse enthält drei Abschnitte, welche Pro-, Meso- und Metapterygium genannt werden. Jedes von diesen besteht aus einem Basalstücke und an diesem sitzenden Strahlen. Das Propterygium bildet den vorderen äusseren Abschnitt des Flossenskeletes, darauf folgt das Mesopterygium, und das Metapterygium bildet den hinteren inneren Abschnitt und ist der konstantere Teil der Flosse. Bei Acanthias bildet das Basalstück des Mesopterygiums eine Pfanne für den Gelenkkopf des Schultergürtels.

Das basale Propterygium ist an einer Leiste des Schulterknorpels befestigt. Das Metapterygium besitzt nur ganz geringe Beziehungen zum Schultergelenke. Am Propterygium ist nur ein Radius vorhanden. Am Metapterygium finden sich sechs Strahlen am Basale, wozu noch vier kommen, die an einem diesem angefügten Randstücke sitzen. Ein drittes, den vorigen angefügtes Stück trägt wieder einige Strahlenrudimente. Die Hauptsache in dieser ersten klassischen Beschreibung von Gegenbaur war die Erkenntnis von zwei sich verschieden verhaltenden Elementen im Flossenskelete der Selachier, nämlich den Radien und den Basalstücken. Diese liegen in der Basis der Flosse und tragen an ihren lateralen Rändern die Radien.

In der zweiten Abhandlung beschäftigt sich Gegenbaur besonders mit der Deutung der verschiedenen Flossenbestandteile. Die Grundform sowohl des hinteren wie des vorderen Flossenskeletes bildet ein mit lateralen Strahlen besetztes, gegliedertes Knorpelstück, das Archipterygium. Sie entspricht in ihrer einfachsten Form dem konstanteren Abschnitte der Flosse, dem Metapterygium. Das Pro- und Mesopterygium sind secundäre Bildungen, dadurch entstanden, dass vordere Strahlen sich von dem Stamme ablösen und Verbindungen mit dem Schulterbogen eingehen, um später in den basalen Teilen miteinander zusammenzuschmelzen. Die Begriffe der Stammreihe mit dem Terminalglied und der Radien werden näher ausgeführt. Als Stammreihe wird definiert eine Folge von Knorpelstücken, die sämtlich Radien lateralwärts tragen können und von denen das vorderste, mit dem Beckengürtel articulierende, als Basale sich besonders ansehnlich entwickelt. Das spitzige Endstück, in das die Basalreihe ausläuft, wird trotz seiner Ähnlichkeit mit einem Radius prinzipiell von diesem unterschieden und als Terminalstück oder -glied der Stammreihe bezeichnet.

Von grossem Interesse ist es, dass Gegenbaur auch

hier die sogenannten medialen Radien behandelt und eine Deutung gibt, die freilich viel von der späteren abweicht. Gegenbaur beschreibt nämlich zuerst ausführlich den betreffenden Abschnitt an der Flosse von Centrophorus. Der caudale Abschnitt dieser Flosse zeigt eine ziemlich rechtwinklige Abbiegung nach medialwärts. Dieses abgebogene Stück besteht aus einem längeren, schmalen Knorpelstück b′, welches medialwärts von dem Basale (b) des Metapterygiums und parallel mit diesem befestigt ist. Dies Stück trägt 5 medialwärts gerichtete Radien. An dem cranialen Teil des medialen Randes von Stück b′ ist ein kürzeres Knorpelstück b″ befestigt und in dessen Fortsetzung noch ein viertes. Beide sind caudalwärts mit zwei kleinen Radien besetzt, welche eine direkte Fortsetzung von dem Radienbesatz des Basalstückes b′ bildet. Diese Anordnung wird so gedeutet, dass die Knorpelstücke b′ und b″ als Gliedstücke der Basalreihe aufgefasst werden, welche eine Änderung der Längsachsenrichtung erfahren haben. „Das ganze Verhalten ist somit ein Anpassungszustand der Basalreihe an eine grössere Radienzahl.“ Das Verhältnis bei Centrophorus erinnert in manchem an dasjenige bei Acanthias, Carcharias und Chimären.

Bei Hexanchus und Heptanchus findet man an dem zweiten Basalstücke medialwärts ein längliches, aber schmales Skeletstück und bei Hexanchus sogar noch ein solches, aber kleineres Stück. Wenn man diese als Radien auffasste, so käme eine Art von doppelter Fiederung zustande, indem der Endabschnitt der Stammreihe sowohl medial wie lateral mit Radien besetzt wäre. „Daraus würde aber eine wesentlich andere Grundform des Archipterygiums resultieren, dem ebenfalls eine doppelte Fiederung zukommen müsste.“ Diese Deutung von einer Fiederung wird nun zurückgewiesen unter Hinweisung auf die Befunde bei Centrophorus. „Wir erfahren nämlich bei Centrophorus, dass auch Stücke der Stammreihe durch einseitige Ent-

wickelung der Länge nach nebeneinander sich lagern können". Darum werden die median gelagerten Knorpel der Notidaniden als Rest eines Stückes der Stammreihe gedeutet.

In der kleinen, für die Extremitätentheorie aber sehr wichtigen Abhandlung: „Über das Archipterygium" verändert nun Gegenbaur im Anschluss an die Entdeckung und Beschreibung von Ceratodus von Günther seine Auffassung von der Grundform des Extremitätenskeletes. Dies wird jetzt als ein gefiedertes aufgefasst, d. h. es besteht aus einer Stammreihe, welche sowohl medial wie lateral mit Radien besetzt ist. Im Anschluss hieran weist er nach, dass am letzten Abschnitte des Metapterygiums bei manchen Haien Reste einer medial dem Flossenstamme ansitzenden Reihe knorpeliger Flossenstrahlen zu finden sind. Besonders bei den Embryonen der Notidaniden und Dornhaie sind diese medialen Radien sehr deutlich. So findet er bei Heptanchus im ausgebildeten Zustande einen ungegliederten Knorpelstrahl medial von der Stammreihe, während derselbe bei Embryonen gegliedert und viel umfänglicher ist als beim Erwachsenen. Am ausgewachsenen Tiere von Acanthias besteht nur ein einziges hierher beziehbares Knorpelstückchen. „In ganz anderer Weise verhalten sich die Brustflossenskelete von Embryonen, die überaus deutliche Reste einer zweiten medialen Serie von Radien zu erkennen geben. Ich finde das zweite Gliedstück des Flossenstammes lateral mit 3—4 Radien besetzt, welche, zum Teil ungegliedert, den hintersten Vorsprung der Flosse bilden. Der vorletzte und letzte Strahl ist kürzer, und daran reiht sich ein verschiedenartiges Knorpelstück, welches dem Ende der Stammglieder ansitzt. Ich deute es nicht als Radius, sondern als Terminalglied der Stammreihe, denn es trägt medial in einem Ausschnitte ein Radienrudiment. Aufwärts folgt an der medialen Seite des zweiten Stammgliedes ein diskreter zweigliedriger Strahl, an welchen dann noch zwei Radien sich

anschliessen, die aber mittelst eines gemeinsamen Plattenstückes an dem genannten Stammglied sitzen. Auf das Plattenstück folgt noch ein kleines Knorpelchen, das vielleicht ein Rudiment eines fünften medialen Radius repräsentiert. So wären also mindestens vier der medialen Seite des Flossenstammes aufgereihte Knorpelstrahlen vorhanden, die am ausgebildeten Flossenskelete nicht mehr unterscheidbar sind, indem sie teilweise untereinander verschmelzen, teilweise sich rückbilden."

Die Deutung, welche Gegenbaur über den medialen Teil des Brustflossenskeletes bei Centrophorus gegeben hat, nämlich dass es durch eine Modifikation von Stücken des Flossenstammes entstanden sei, wird nun zurückgenommen und der betreffende Teil als eine aus medial der Stammreihe angefügten Radien hervorgegangene Bildung erklärt.

Da nun bei manchen Haien Reste einer medial dem Flossenstamme ansitzenden Reihe knorpeliger Flossenstrahlen nachgewiesen werden und diese in den Jugendzuständen ausgebildeter sind als bei erwachsenen Tieren, so schloss Gegenbaur, dass die doppelzeilige Form der Ceratodusflosse die primäre sei, aus der die einzeilige Form der Selachierflosse durch Reduktion entstanden sein soll.

In den referierten Untersuchungen von Gegenbaur muss man zwei Dinge auseinander zu halten suchen: 1. die Beschreibungen der faktischen Verhältnisse, und 2. die morphologische Deutung. Dass die ersten teils an und für sich teils als anregend für die ganze Extremitätenfrage von der grössten Bedeutung gewesen sind, ist offenbar. Die Deutungen tragen aber ein allzu subjektives Gepräge und können daher, wie die Geschichte zeigt, nicht einer eingehenden Kritik standhalten. Man wird also erstaunt sein, auf welchen schwachen Gründen eine so wichtige Lehre wie die Herleitung des uniserialen Archipterygiums aus dem biserialen ruht. Der Haupt-

grund ist nur eine oberflächliche Ähnlichkeit mit der Ceratodusflosse. Die Schwäche der Beweisführung tritt vor allem hervor, wenn man bedenkt, dass Gegenbaur in einer vorhergegangenen Abhandlung eine ganz andere Ansicht ausgesprochen hat, welche nun ohne weiteres zurückgenommen wird. Ebenso ungenügend sind die Beweise, dass die Ceratodusflosse die primäre Bildung sei, aus der die uniseriale Flosse entstanden sei. Welche Embryonen liegen zugrunde für die Beweisführung? Soviel ich sehen kann, sind es nicht Embryonen, sondern Föten oder junge Tiere, welche die betreffenden medialen Strahlen zeigen, und hierbei scheint es sich nur um dieselben Variationen zu handeln, welche auch bei den Erwachsenen vorhanden sind, wie unten näher ausgeführt werden soll.

Die Untersuchungen, die ich über das Skelet der Brustflossen von Acanthias vorgenommen habe, wurden in der Absicht gemacht, Klarheit in den gegenseitigen Verhältnissen zwischen den Nerven und Strahlen zu erhalten.

Ich habe zwanzig Brustflossenskelete untersucht. Sie stammen von frischem Materiale und sind nach einer Maceration der Weichteile dargestellt. Sie bilden darum ein vorzügliches Studien-Objekt, welches alle Einzelheiten hervortreten lässt.

Das Skelet der Brustflosse von Acanthias vulgaris (Fig. 1, 2 u. 3) bildet in seiner Gesamtheit ein etwas unregelmässiges Viereck mit zwei längeren Seiten, einer äusseren und einer inneren samt zwei kürzeren, einer cranialen und einer caudalen. Längs der inneren Seite liegen die Basalstücke: am meisten cranialwärts das kleinere dreieckig-längliche Basalstück des Propterygiums mit einem breiteren Ende an dem Gelenkfortsatz des Schulterbogens und der Spitze nach aussen gerichtet. Es folgt das breite dreieckige Mesopterygium mit der Spitze gegen den Schulterbogen und der Basis nach aussen. An dessen

caudalem Rande fügt sich das schmale langgestreckte Basalstück des Metapterygiums an, dessen spitziges proximales Ende kaum den Schulterbogen erreicht. In die Verlängerung desselben fügt sich ein konstantes rectanguläres Stück, das Basale[2], und an dieses das kleine dreieckige Stück, welches aus den sogenannten medialen Radien aufgebaut ist. An die nach aussen gerichteten Ränder der Basalstücke fügen sich 20 bis 24 Strahlen, welche in der Mitte von derselben Länge und dreigliedrig sind, während sie sowohl cranial- wie caudalwärts in der Länge abnehmen. Diese Abnahme in der Länge geschieht nicht allmählich, sondern ziemlich schnell. Dadurch kommen die kürzeren Seiten, die craniale und caudale Seite zustande. In ihrer Gesamtheit zeigen nämlich die Strahlen ein symmetrisches Verhältnis, das, soviel ich weiss, nicht vorher beachtet worden ist. Wenn man nämlich eine Achse ungefähr durch den caudalen Rand des Basale-Mesopterygium legt, so findet man, dass proximal von dieser die Strahlen cranialwärts abweichen, während sie distal von der Achse caudalwärts gerichtet sind. Da nun weiter der innere Rand nicht gerade ist, sondern in zwei Abschnitte geteilt ist: einen kürzeren cranialen, welcher die Verbindung mit dem Schulterbogen bildet, und einen längeren hinteren, nach aussen und hinten abfallenden, so kann man das Flossenskelet auch mit einem Fächer vergleichen, dessen Handgriff an dem Schultergelenkfortsatz belegen ist und dessen auseinandergelegte Strahlen von dem peripheren Teil der Flosse repräsentiert werden.

Schon bei einer Untersuchung einer kleineren Menge von Flossen findet man eine nicht unbedeutende Variation in der Anzahl der Strahlen. Dies wurde schon von Gegenbaur bemerkt. Er findet in dem Brustflossenskelet von Acanthias vulgaris zweimal 26, einmal 30 und dreimal nur 24 Radien. Bei einem Versuch, die Variationsbreite der Strahlen bei

Acanthias festzustellen, findet man bald, dass die grössten Variationen in dem cranialen und caudalen Teile der Flosse herrschen, d. h. an den Stellen, wo die Strahlen rudimentär werden. An dem cranialen Teile von 20 untersuchten Flossen finde ich in den meisten Fällen ein solches Verhalten, welches in den Fig. 2 u. 6, Taf. 27/28 dargestellt ist. In der Verlängerung des Basale-Propterygiums liegt ein kleines viereckiges Knorpelstück, an dem caudalwärts ein deutlicher zweigliedriger Strahl sich anfügt. Bei sechs Flossen finde ich (Fig. 8) in der Verlängerung des Propterygiums einen deutlichen, zweigliedrigen Strahl. In drei Fällen finde ich (Fig. 9) zwei kleine viereckige Knorpelstückchen cranial von dem ersten deutlichen zweigliedrigen Strahl. Ich deute diese kleinen Stücke als je einen rudimentären Strahl. In den Flossen von dem Typus Fig. 7 sieht es aus, als ob der rudimentäre Strahl dadurch zustande gekommen sei, dass dessen distales spitziges Glied mit dem Basalglied des nächstfolgenden verschmolzen sei. Allerdings gelingt es in diesem Teile der Flosse ziemlich leicht, die Strahlen zu unterscheiden. Dies ist aber nicht der Fall mit den Strahlen des caudalen Abschnittes.

Die sogenannten medialen Strahlen, welche in der Extremitätentheorie von Gegenbaur eine so grosse Rolle spielen, zeichnen sich durch eine bedeutende Variation aus. Es finden sich in meiner Sammlung nicht zwei Flossen, welche in dieser Hinsicht miteinander übereinstimmen.

Die wechselnden Formverhältnisse des betreffenden Flossenabschnittes sind in den Figg. 10—29, Taf. 27/28, 29/30 dargestellt. Die Figg. 10 u. 11 zeigen eine deutliche uniseriale Anordnung in der ursprünglichen Meinung von Gegenbaur d. h. in der geradliegenden Fortsetzung des konstanten Basale ^{2} (b^2) folgen in der Grösse abnehmende Stücke b^3 und b^4, welches letztere noch einen kleinen Knorpelspitz trägt. An dem lateralen Rande von dieser Reihe sind die caudalsten, in der Grösse

abnehmenden Strahlen angefügt. Die Figg. 14—29 zeigen andererseits die biseriale Anordnung. Das konstante, rectanguläre Basalstück (b^2) liegt hier mit seinem medialen Rande nicht längs dem medialen Flossenrande, sondern streckt sich hinein zwischen die caudalen Strahlen. Es bekommt hierdurch nicht nur einen Besatz von drei oder vier Strahlen an seinem lateralen Rande und zwei oder drei an seiner kurzen distalen Seite, auch an dem medialen Rande fügen sich strahlenförmige Elemente an. Diese sogenannten medialen Strahlen von Gegenbaur wechseln in der Anzahl und dem Aussehen sehr beträchtlich. Statt einer ausführlichen descriptiven Darstellung dieser wechselnden Formen will ich dem Leser das Studium der Figuren auf der Taf. 27/28 u. 29/30 empfehlen. Gegenbaur sagt, dass am ausgewachsenen Tiere nur ein einziges hierher beziehbares Knorpelstückchen zu bemerken sei. In ganz anderer Weise sollten sich die Brustflossenskelete von Acanthiasembryonen verhalten, indem sie deutliche Reste einer medialen Serie von Radien zu erkennen geben. Gegenbaur zeichnet als Beispiel dessen eine Flosse ab, welche zwei einzelne und einen gespaltenen Strahl medialwärts trägt und fasst diese als vier besondere mediale Strahlen auf. Wenn man diese „embryonale“ Flosse mit meinen Bildern vergleicht, dann wird man mit Leichtigkeit konstatieren, dass die genannten Strahlen ebensogut bei den erwachsenen Tieren zu finden sind wie bei den Embryonen. Schon hierdurch fällt ja einer von den wichtigsten Beweisen für die Gegenbaur sche Herleitung des uniserialen Archipterygiums aus dem biserialen.

Schon vorher habe ich dargelegt, dass Gegenbaur bei seinen Skeletstudien den oben beschriebenen Befunden zwei verschiedene Deutungen gegeben hat. In der Abhandlung: „Über das Skelet der Gliedmassen der Wirbeltiere“ deutet er das kleine dreieckige Stück als eine Abbiegung des Endabschnittes der Basalreihe medialwärts. Das am meisten medial-

wärts belegene Knorpelstück sollte also den letzten Gliedern der Basalreihe entsprechen. In der späteren Abhandlung über das Archipterygium hegt er nach der Entdeckung von Ceratodus eine ganz andere Ansicht. Hier lässt er die Stammreihe von dem rectangulären Basalstück (b^2) in einen von den an dessen Ende befestigten Radien auslaufen. Dieser Radius wird als Terminalglied aufgefasst. Von dieser Stammreihe gehen sowohl lateralwärts wie medialwärts Radien aus.

Durch meine Untersuchungen bin ich zu der festen Überzeugung gelangt, dass die erste von diesen Deutungen allein die richtige ist. Schon die Vergleichung der auf den Taf. 27/28 u. 29/30 abgezeichneten Flossen lehrt ja die prägnantesten Übergänge zwischen den uniserialen und biserialen Anordnungen kennen. Man sieht ganz deutlich, wie die letzten Glieder der Basalreihe längs dem medialen Rande des Basale ^{2} wandern. Hierdurch kommt der am nächsten belegene Strahl oft in eine mediale Lage zu dem Basalstück ^{2}.

Der Grund, welcher für Gegenbaur bestimmend war, von seiner ersten Deutung abzugehen und die zweite anzunehmen, war vor allem die Ähnlichkeit mit dem Ceratodus. Diese ist aber nur oberflächlich. Wenn man nämlich nicht nur das Skelet, sondern auch die Weichteile berücksichtigt, dann kommt man zu der Auffassung, dass eine tiefe Kluft zwischen den beiden Skeletformen besteht. Die Muskeln, die Nerven und die Gefässe haben eine ganz andere Anordnung in der biserialen Ceratodusflosse und in der pseudo-biserialen Anordnung in dem caudalen Abschnitte der Selachierflosse. Damit fällt auch die Homologisierung der beiden Skeletformen.

Es lassen sich inzwischen noch mehrere triftige Gründe gegen die letzte Deutung von Gegenbaur anführen. Gegenbaur definiert die Stammreihe als eine Folge von an Grösse abnehmenden Knorpelstücken, an denen seitlich Radien befestigt sind. Das Terminalglied dieser Stammreihe unterscheidet

sich in nichts von einem gewöhnlichen Radius. Da nun das Basale [2] in seiner geraden Fortsetzung oft zwei nebeneinander sitzende Strahlen trägt, so wird es eine Geschmacksache, ob man die Stammreihe durch den einen oder den anderen legen soll. In der Tat findet man auch, dass zwei Forscher wie Gegenbaur und Braus, welche ganz dieselbe Auffassung von der Selachierflosse haben, die Achse durch verschiedene Terminalstrahlen legen. In der Abhandlung über das Archipterygium zeichnet Gegenbaur die Achse durch die laterale von den beiden Strahlen, welche an der kurzen distalen Seite des Basale [2] befestigt sind. In seiner Abhandlung: Die Muskeln und Nerven der Ceratodusflosse legt dagegen Braus die Achse in der Textfigur 12 B (S. 182) durch den medialen von diesen. Dass eine solche Willkür den Wert der Gegenbaurschen Achse vermindert, ist offenbar. Mit der Achse fällt aber auch die Grundlage für die ganze biseriale Anordnung.

Nun besitzt man aber Mittel, um zu zeigen, was Basalreihe ist und was Strahlen sind. An den Basalia des Metapterygiums inserieren nämlich die medialen Muskelfasern des ventralen Muskels. Diese Inserierung geschieht bis zu der Spitze. Darum dürfen die letzten kleinen Knorpelstückchen nicht als Radien, sondern als Basalstücke aufgefasst werden, wenn man nämlich überhaupt einen Unterschied zwischen Basalstücken und Radien aufrecht erhalten soll. Ich finde dies berechtigt. Die Basalstücke unterscheiden sich nämlich sowohl funktionell wie topographisch-anatomisch von den Radien. Sie liegen in der Basis der Flosse und dienen dazu, die Flosse an der Rumpfwand zu befestigen. Sie bilden in dieser Weise einen fixen Punkt, von dem die Radien ausgehen.

Ich rechne also zu der Stammreihe des Metapterygiums alle in dem caudalen Teile der Basis der Flosse liegenden Knorpelstücke, von dem Basale [1] an gerechnet. Diese Reihe läuft in ein kleines spitziges Knorpelstück aus. Ob man nun dieses

Stück für ein besonderes Terminalglied, gleichwertig mit den Basalia oder für einen Radius halten soll, darüber könnte man vielleicht diskutieren. Vom praktischen Gesichtspunkte aus ist dies aber unnötig. Denn hier in dem kleinen, mehrbesprochenen dreieckigen Stücke variieren die Verhältnisse so, dass man nicht mit Sicherheit entscheiden kann, was überhaupt Strahlen sind. Ich verweise z. B. auf die Figg. 16—19. Meiner Ansicht nach sind die am Rande liegenden Stücke als Basalstücke mit seinem Terminalgliede aufzufassen. Lateralwärts von diesem sieht man eine Menge von kleinen Knorpelstückchen. Sind diese als besondere Strahlen aufzufassen oder als Spaltungen von Strahlen oder von Basalstücken? Eine bestimmte Antwort auf diese Frage lässt sich unmöglich geben.

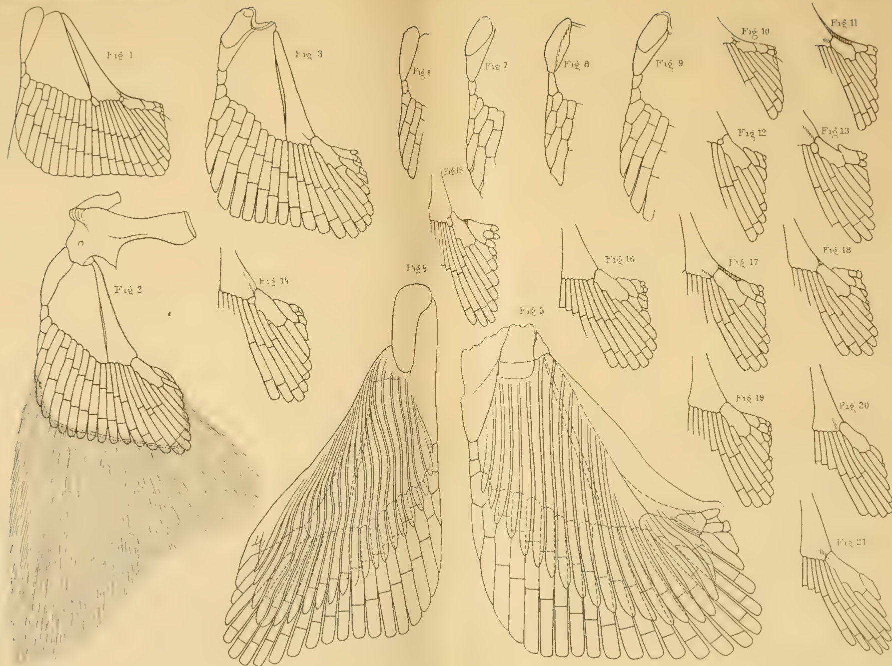
Die Hauptsache in den vorausgegangenen Auseinandersetzungen ist also die, dass das kleine im allgemeinen dreieckige Stück, welches den caudalen Teil der Acanthiasflosse darstellt, teils in seinem medialsten Teile der Stammreihe der Basalstücke entspricht, teils von rudimentären Radien, von ganz derselben Art wie die gut entwickelten übrigen Radien aufgebaut ist. Ihre Anzahl zu bestimmen ist sehr schwierig. Die Abbiegung der Stammreihe erklärt sich durch die Ablösung vom Rumpf, welche die Flosse während der Ontogenie zeigt und die im Zusammenhang mit der Concentration und Einschnürung der Flossenbasis steht. Auf Grund der oben hervorgehobenen Schwierigkeit, die Strahlennatur bestimmt zu entscheiden, ist es deutlich, dass sie bei einer Zählung ganz ausser acht gelassen werden muss. Ich fange also mit dem cranialen rudimentären Strahle in der Verlängerung des Propterygiums an und schliesse die Rechnung mit dem Strahle, welcher in der Verlängerung des Basale[2] belegen ist. Wenn zwei oder drei solche vorhanden sind, schliesse ich mit dem am meisten medialwärts belegenen.

Die folgende Tabelle zeigt die Radienzahl.

Untersuchte Exemplare	Pro-pterygium	Meso-pterygium	Metapterygium			Summe
			Basale 1	Basale 2	End-strahlen	
1	1	10	6	3	2	22
2	1	10	7	3	2	23
3	1	10	7	2	3	23
4	1	10	7	3	1	22
5	1	9	7	3	2	22
6	1	10	6	3	2	22
7	1	10	5	3	2	21
8	1	10	5	2	2	20
9	1	10	7	2	2	22
10	1	10	5	3	2	21
11	1	10	5	3	2	21
12	1	9	5	3	2	20
13	1	11	8	2	2	24
14	1	8	7	2	2	20
15	1	10	5	3	1	20
16	1	9	7	2	1	20
17	1	10	7	3	1	22
18	1	11	6	2	2	22
19	1	9	8	3	2	23
20	1	10	6	3	2	22

Die Anzahl der Strahlen wechselt, wenn man nach den oben angeführten Gründen von den medialen zuerst absieht, zwischen 20 und 24. In den meisten Fällen (8 Flossen) findet man 22 deutliche Strahlen, danach am zahlreichsten (5 Flossen) sind diejenigen, welche 20 Strahlen besitzen. 3 Flossen besitzen 23 Strahlen. 3 andere Flossen zeigen 21 Strahlen, nur ein Exemplar zeigt 24 wohl ausgebildete Strahlen.

Was die Anzahl der caudalen Strahlen betrifft, so habe ich schon oben die Schwierigkeit, sie zu zählen, hervorgehoben,



Gust. Wimman del.

wenn man jedes kleine Fragment als Strahl auffassen soll. Falls man aber diese als Sprossen oder Spaltungen von grösseren ansieht, so bekommt man Fälle mit 0, 1 oder 2 solchen rudimentären Strahlen, wobei das Terminalglied nicht mitgerechnet wird. In den meisten Fällen findet man einen rudimentären Strahl ausser dem Terminalgliede, dessen Ähnlichkeit mit einem Radius schon hervorgehoben ist.

In den Figg. 1, 2 u. 3, Taf. 27/28 habe ich drei Flossen abgezeichnet mit resp. 24, 22 und 20 deutlichen Strahlen. Bei allen drei Flossen sind die rudimentären caudalen Radien nicht mitgezählt. Schon bei einem flüchtigen Anblicke sieht man den Unterschied. Die Flosse 1 ist in cranio-caudaler Richtung mehr ausgebreitet. Die Flosse 3 ist viel kürzer in derselben Richtung. Der Fächer ist mehr zusammengeschoben, aber nicht durch Annäherung der Strahlen, sondern durch Verschwinden von Strahlen. Es ist nun wohl berechtigt, diese drei Formenzustände miteinander zu vergleichen, um nachzuforschen, wie sie sich zueinander verhalten. Die Radien folgen in regelmässiger cranio-caudaler Richtung nacheinander. Welche Strahlen entsprechen einander in den verschiedenen Fällen? Eine nähere Untersuchung hierüber lehrt, dass bei 3 der 20. Strahl direkt in der Verlängerung des $Basale^2$ belegen ist. Bei 2 befindet sich der 20. Strahl in einer ganz anderen Lage an der lateralen Seite des $Basale^2$ angefügt. Bei 1 sitzt derselbe Strahl an dem Rande des $Basale^1$. Man kann den Unterschied auch in einer anderen Weise ausdrücken. Bei 3 bildet der 20. Strahl, bei 2 der 22. und bei 1 der 24. Strahl die direkte Verlängerung des $Basale^2$. Was ist nun bestimmend für die Homologie der Strahlen? Ist es die Nummer, welche die besonderen Strahlen in der cranio-caudalen Reihe zeigen, oder ist es die Lage zu den Basalstücken? In dem letzteren Falle kommt die verschiedene Strahlenanzahl durch Inter- oder Excalation zustande. In dem vorigen Falle haben die ver-

schiedenen Zustände ihren Grund im Zuwachs resp. Wegfall von Strahlen an dem cranialen resp. caudalen Ende der Flosse. Die Entscheidung dieser beiden Möglichkeiten, welche für die ganze Auffassung der Flosse nicht ohne Bedeutung ist, lässt sich natürlich nicht durch einfaches Studium des Flossen-Skeletes machen. Dagegen erhält man eine solche Möglichkeit durch ein Studium der Beziehungen, welche zwischen den Strahlen und Nerven bestehen. Es wird sich zeigen, dass jeder Flossennerv in seiner Lage zwei Strahlen entspricht. Die Flosse mit 22 Strahlen entspricht also 11 Flossen- oder Spinalnerven. Die Flosse mit 20 Strahlen besitzt nur 10 Flossennerven. Ein Vergleich zwischen den Flossen lehrt, dass im letzteren Falle der letzte Nerv (der 11.) nicht mehr nach der eigentlichen Flosse verläuft. In Übereinstimmung hiermit sind auch die Strahlen weggefallen oder in Form von rudimentären caudalen Strahlen vorhanden: Die Variation in der Strahlenanzahl kommt also durch Zuwachs oder Wegfall von Strahlen an den Rändern zustande, besonders an dem caudalen. Die Bedeutung der rudimentären Strahlen wird hierdurch noch klarer. Diese sind nicht von den übrigen prinzipiell verschieden, denn sie entsprechen in anderen strahlenreicheren Flossen gut ausgebildeten, lateral belegenen, gewöhnlichen Radien.

Durch meine Untersuchungen bin ich also zu der Ansicht gekommen, dass die erste Auffassung von Gegenbaur die richtige ist. Das Charakteristische des Flossenskeletes der Selachier ist das Vorkommen von grösseren Knorpelstücken in der Basis, an denen Radien lateralwärts angegliedert sind. Eine biseriale Anordnung der Strahlen, wie bei Ceratodus, existiert nicht. Die pseudo-biseriale Anordnung in dem caudalen Teile kommt durch Einschnürung der Flossenbasis zustande. Das Studium der Variationsbreite der Strahlen lehrt strahlenreichere und strahlenärmere Flossen kennen, welche durch

mehr oder weniger Beteiligung der Körperwandmetameren an der Flossenbildung zustande kommen.

Die Muskeln der Brustflosse.

Der dorsale Muskel besteht aus zwei Teilen, welche sehr innig verbunden sind. Der oberflächliche Teil (Fig. 30, Taf. 29/30) entspringt teils aus einer starken dreieckigen Aponeurose, welche dicht an der dorsalen Seite der ventralen Muskulatur liegt, mit dieser sehr fest verbunden ist und bis zu der Längsrinne sich erstreckt, welche zwischen der dorsalen und der ventralen Muskulatur verläuft, teils aus dem dorsalen Teile des Schulterbogens und ein wenig von dem dorsalen Rande des mittleren Teiles gerade oberhalb des Gelenkfortsatzes. Er bildet eine dicke Masse, welche dann fächerförmig sich ausbreitet. Der craniale Teil bildet eine einheitliche, feinfaserige Masse, welche an der dorsalen Fläche des Propterygiums sich inseriert. Der übrige grössere Teil breitet sich aus und zerfällt in 24 deutliche Radialmuskeln. Die tiefere Portion entspringt aus der dorsalen Fläche und bildet die tieferen Teile der Radialmuskeln. Die tieferen Fasern der Radialmuskeln inserieren an den Skeletradien, die oberflächlichen setzen sich in aponeurotisch platte Fascikel fort, welche in die Hornfasern übergehen.

Der M. abductor bildet, von der Fläche gesehen, ein sehr deutliches Dreieck, dessen Basis an dem Schulterbogen, dessen Spitze auf dem Propterygium sich befestigt. Er entspringt aus der ganzen äusseren Fläche des mittleren Teiles des Schulterbogens und inseriert in der grubenförmigen Einsenkung an der ventralen Fläche des Propterygiums.

Der ventrale Muskel entspringt aus dem Processus muscularis und dem vorderen Rande des mittleren Teiles des Schulterbogens teils fleischig, teils mit einem Sehnenblatte, welches

an dem medialen Rande des Muskels sich fortsetzt. Der Muskel bildet eine fächerartige Figur mit einer kürzeren lateralen Seite, einer langen medialen und einer bogenförmigen distalen Seite. Die einheitliche Ursprungsmasse setzt sich längs dem medialen Rande des Muskels fest und inseriert kurz aponeurotisch an den rudimentären, medialwärts ferner liegenden Radien. Dieser mediale Rand legt sich dicht an die Rumpfmuskulatur, durch Bindegewebe mit derselben verbunden. Lateral- und distalwärts läuft der Muskel in die Mm. radiales aus. Die craniale Partie, welche an dem Teile der ventralen Fläche des Propterygiums, der von dem M. abductor nicht eingenommen wird, und an den zwei oder drei cranialen Radien inseriert, ist noch undifferenziert. Dann folgen 20 gut entwickelte Mm. radiales. Obgleich die Radialmuskeln aus der medialen, ungegliederten Muskelmasse entspringen und der Gesamtmuskel also eine ziemlich lange Basis besitzt, so zeigen sie doch eine fächerförmige Anordnung insoweit, als von einer ungefähr in der Richtung des 15. oder 16. Radialmuskels belegenen Achse die lateralwärts belegenen Muskeln nach lateral und die medialwärts belegenen Radialmuskeln nach medial umbiegen.

Löst man den medialen Rand des M. ventralis von der Rumpfwand ab, so kommt man zu einer ziemlich ausgebreiteten dreieckigen Fläche, welche durch Bindegewebe mit der Rumpfwand zusammengelötet ist. Dieser Teil des Muskels ist wie umgebogen nach innen und inseriert längs dem medialen Rande der Basalreihe, wie bereits mitgeteilt ist.

Der oberflächliche Teil des ventralen Muskels setzt sich in dünnen aponeurotischen Streifen fort, welche an die Hornfäden befestigt sind. Der tiefe Teil des Muskels wird am besten sichtbar gemacht, wenn man nach und nach dünne Flachschnitte von dem oberflächlichen Muskel abschneidet. Dann wird der dorsale Muskel entfernt und das ganze Stück in Xylol

erhellt. Im durchfallenden Lichte kann man in diesen Präparaten die Beziehungen zwischen Strahlen und Radialmuskeln sehr gut übersehen (Figg. 4 u. 5, Taf. 27/28). Wie Braus richtig gefunden hat, stimmen die Radien und Muskeln nicht völlig in ihrem Verlaufe überein. In der mittleren Partie fallen die Grenzen ungefähr zusammen. Nach dem cranialen Rande verschieben sich die Muskeln caudalwärts so, dass der caudale Rand eines Muskels den cranialen Rand des nächsten Strahles bedeckt. Die caudalen Muskeln laufen schräg über zwei Strahlen.

In ihrer Gesamtheit bildet die Flossenmuskulatur ein in dorso-ventraler Richtung etwas zusammengedrücktes kegelförmiges Segment, dessen Basis dem Schulterbogen entspricht, während dessen unregelmässige Spitze im Gebiet der freien Flosse belegen ist. Aus diesem Kegel ist ein Stück herausgeschnitten. Hierdurch wird eine concave, medialwärts gerichtete Fläche gebildet, welche gegen die Rumpfwand gerichtet ist und mit dieser die Achselhöhle begrenzt.

Der Schulterbogen (Fig. 30, Taf. 29/30) sitzt in der Rumpfwand so, dass er eine freie Fläche gegen die Rumpfhöhle wendet. An dem cranialen Rande inserieren die Kiemenbogenmuskeln und der M. trapezius, an dem caudalen Rande die ventralen Muskeln des Stammes. Ventral- und dorsalwärts setzen sich diese direkt an dem Schulterbogen fest. In der Mitte beobachtet man dagegen eine bemerkenswerte Unterbrechung. Auf der Mitte des Schulterbogens, entsprechend dem Abgange der freien Extremität findet man (Fig. 46, Taf. 35/36), von der inneren Seite gesehen, einen sehr starken Sehnenbogen, welcher mit zwei oder drei deutlichen Fascikeln aus dem dorsalen Abschnitte des Schulterbogens entspringt und an dem ventralen Abschnitte inseriert. Mit dem Schulterbogen begrenzt dieser Sehnenbogen zwei oder drei feine Spalten, durch welche die rostralen Nerven und die Gefässe nach der Achselhöhle passieren. An diesem

Sehnenbogen befestigt sich auch der Teil der Rumpfmuskulatur, welcher die mediale Begrenzung der Achselhöhle bildet. Ich komme auf diesen Fascienapparat zurück im Zusammenhang mit der Erwähnung der Flossenvenen.

Die Nerven der Brustflosse.

Die Nerven bilden nebst den Gefässen das Hauptobjekt meiner Untersuchungen. Die Beschreibungen des Skeletes und der Muskulatur sind eigentlich nur mitgeteilt, um die Grundlage für die Untersuchung der Nerven zu bilden.

Die älteren Untersuchungen enthalten nur vereinzelte Angaben über den Verlauf der Nerven nach der Flosse, von denen die wichtigste von der Teilung der Nerven in ventrale und dorsale von Cuvier stammt. In der Abhandlung über die Innervation der Flossen gibt Braus eine Übersicht über diese Literatur, auf die ich den Interessierten hinweise. Braus hat sehr eingehend die Nerven der Selachierflosse untersucht. Die Methode von Braus bestand darin, dass er die Nerven in gut fixiertem Materiale unter dem Präpariermikroskope verfolgte. In der ersten Abhandlung liefert er genaue Angaben über die Zahl der Flossennerven und über das Verhältnis zu dem Schultergürtel, d. h. welche Nerven diazonal durch Löcher im Schulterbogen nach der Extremität verlaufen und welche Nerven metazonal, d. h. distal von diesen direkt nach der Extremität hinziehen. In einer zweiten Abhandlung teilt er seine Beobachtungen über den Verlauf und die Verteilung der Nerven innerhalb der Flosse mit. Für Braus sind die zahlreichen Plexusbildungen, welche die Extremitätennerven nach seiner Ansicht miteinander bilden, die Hauptsache. Er unterscheidet einen Plexus pterygialis proximalis, welcher innerhalb der Bauchwand oder innen von derselben (intraabdominal) liegt. Weiter unterscheidet er den Plexus ptery-

gialis distalis, unter welchem er sämtliche Plexusbildungen zusammenfasst, welche sich in der freien Flosse finden. Dieser wird dann in Unterabteilungen aufgelöst. Erstens beschreibt er einen Plexus medialis s. postaxialis, welcher dicht am medialen Rande des Metapterygiums liege und durch Verbindungsäste zwischen den einzelnen metameren Nerven zustande komme. Derselbe soll einen Längsstamm bilden, welcher ziemlich genau im rechten Winkel zur Lage der an die Flosse herantretenden Nerven liege. Zweitens spricht er von einem Plexus lateralis s. praeaxialis. Hierunter versteht er viele netzförmige Verbindungen zwischen den Extremitätennerven, welche um so zahlreicher sind, je weiter sich die Nerven vom lateralen Rande des Metapterygiums entfernen. Über den eigentlichen Verlauf der Nerven teilt er nun folgendes mit: „Verfolgt man die Extremitätnerven von der medialen Kante des Metapterygiums weiter distalwärts, so findet man, dass sie an die Unterfläche des ventralen Hauptmuskels treten und hier zum Teil mit langen Ästen noch weite Strecken ausserhalb des Muskels, zwischen ihm und dem Knorpelskelete verlaufen.“ Innerhalb des Hauptmuskels sind die Nerven im allgemeinen zu finden in den Zwischenräumen zwischen den Muskeln, sind aber durchaus nicht auf denjenigen Zwischenmuskelspalt beschränkt, in welchen sie einmal eingetreten sind, sondern können denselben verlassen, den nächst begrenzenden Musc. radialis durchbrechen und sich in diesem und dem nächsten Spalt, sowie an die jenen begrenzenden Muskeln verzweigen.“ „Ich will nicht auf all das Detail dieser Geflechte eingehen, welches sehr variiert und wenig Interesse bietet.“ „Es ist jedoch wichtig zu beachten, dass überall innerhalb der Muskeln und in den Zwischenräumen zwischen ihnen feinste Nervengeflechte nachweisbar sind, die wie ein Filz das Muskelgewebe durchziehen.“ — Aus diesen Citaten geht zur Genüge hervor, dass für Braus

die Plexusbildung die Hauptsache ist und dass also die Nerven keine regelmässige Verästelung oder Verteilung in der freien Flosse zeigen. Besonderes Gewicht wird auf die Längsstammbildung zwischen den metameren Nerven gelegt, weil sie besonders wichtig für das Verständnis der Extremitätnerven höherer Wirbeltiere sind. — Ich muss aufrichtig gestehen, dass ich nach dem Studium der Abhandlung von Braus mich von diesen Längsstämmen nicht habe überzeugen können. Bei Laemargus allerdings. Bei Acanthias sehe ich in den Bildern von Braus nur einzelne Anastomosen, welche gar nicht den Eindruck von Längsstämmen hervorrufen, die z. B. in der Hinterflosse der Selachier zu finden sind. Es ist mir ganz unmöglich, aus den Bildern von Braus herauszulesen, dass diese Anastomosen besonders am medialen und lateralen Rande des Metapterygiums belegen sind.

Auch der letzte Untersucher auf diesem Gebiete Goodrich hegt die Ansicht, dass die Nerven der Selachierflossen unregelmässige Netzwerke bilden. Ich komme später auf seine Untersuchungen zurück.

Ich gehe jetzt zu meinen eigenen Untersuchungen über. Die Nerven sind ohne Zweifel die Bestandteile der Flosse, deren Darstellung am schwierigsten ist. Im frischen Zustande sind nur die gröberen Stämme zu verfolgen. Sie repräsentieren ein Gebiet in der Mitte zwischen macroscopischer und microscopischer Forschung. Ich musste darum, wie schon erwähnt, erst eine passende Methode herausprobieren. Gute Resultate bekommt man schon mit der Methode von Drüner und Braus: Injizieren durch das Herz mit einer guten Fixierungsflüssigkeit und Präparation unter dem binocularen Microscope. Meine besten Resultate habe ich doch durch Osmiumfärbungen erhalten. Schon blosse Eintauchungen von kleinen Exemplaren von Raja in Essigsäure-Osmiumgemische gibt ausgezeichnete Färbungen der oberflächlichen Nervenstrukturen. Betreffend die

tieferen Nerven habe ich anfangs in folgender Weise verfahren. Ich präparierte die grossen Nerven an ihren Wurzeln frei, tröpfelte dann ein paar Tropfen Osmiumsäure in die Schnitte. Nach wenigen Minuten wurden die Nerven schwarz gefärbt. Dann verfolgte ich sie und ihre Äste weiter. Dies Verfahren liefert sehr gute Resultate und macht, dass man die feineren Äste nicht übersieht. Die Methode leidet doch an einem grossen Übelstande, dass man nämlich den Osmiumdämpfen ausgesetzt wird, welche, wie bekannt, die Schleimhäute stark affizieren.

Darum bin ich zu einem anderen Verfahren übergegangen. Nach vorsichtiger Wegnahme der Haut und der oberflächlichen Muskelschicht überführe ich die betreffenden Stücke in $^1/_2$% Essigsäurelösung. Nach 24 Stunden entferne ich so vorsichtig wie möglich die gelockerten Muskelbündel und lege die Nerven unter der Lupe so vollständig wie möglich bloss. Die Hauptsache ist die, dass die Muskeln eine solche Konsistenz bekommen, dass sie leicht von den Skeletteilen abgestrichen werden können. Geht die Maceration zu weit, dann verliert man auch die Nerven. Sind dagegen die Muskeln nicht weich genug, dann stösst man auf Schwierigkeiten, wenn es gilt, die Nerven so blosszulegen, dass sie von Osmium schwarz gefärbt werden. Am leichtesten gelingt das Verfahren bei Raja, weil die Flossen hier keine Hornstrahlen besitzen. Schwieriger ist die Sache bei Acanthias, wo man genötigt ist, die Hornfäden vorsichtig zu entfernen. Dies ist nicht so leicht, weil die feinen Endäste der Nerven oft zerrissen werden. Die Konsistenz der Flosse muss so sein, dass die Haut ganz leicht von den Hornstrahlen durch einen gelinden Messerdruck abgeschabt werden kann. Dann kommen die Präparate in schwache Osmiumsäure ($^1/_{10}$% oder weniger). Nach kurzer Zeit werden die Nerven schwarz gefärbt, und dann folgt eine Behandlung mit Ammoniak, um die überflüssige Osmiumsäure wegzunehmen. Fliessendes Wasser während 24 Stunden. Aufbewahrung und Untersuchung in Glycerin.

Mit dieser Methode ist es mir gelungen, Färbungen der Nerven zu bekommen, welche in bezug auf Vollständigkeit, Distinktheit und Schönheit nichts zu wünschen übrig lassen. Hierdurch kann ich jeden Nerv von Anfang bis zu Ende verfolgen.

Die beiden occipitalen Nerven, y und z nach der Terminologie von Fürbringer, welche den cranialen Teil des Plexus cervico-brachialis bilden, treten am besten hervor, wenn man die Präparation von hinten vornimmt. Der erste (y) entspringt aus dem Gehirne ventral in derselben Höhe wie die distalen Bündel des dorsal entspringenden N. vagus. 2—4 mm distalwärts folgt der Abgang des zweiten Nerven (z). Beide ziehen schwach convergierend in dem Frontalplane distal- und lateralwärts durch den occipitalen Teil des Craniums. Ganz in der Nähe des Vaguskanales angelangt verlaufen sie mehr rein caudalwärts in der den genannten Kanal begrenzenden Schicht, und zwar so, dass sie sagittal angeordnet sind, indem y mehr nach vorne, z mehr nach hinten gelagert ist. Gerade medial von dem Vagusloche verlassen sie das Cranium durch besondere Löcher und verbinden sich dann zu einem Stamme. Nach kurzem Verlaufe in der Muskulatur verbindet sich der von den beiden occipitalen Nerven gebildete Stamm (Fig. 39, Taf. 33/34) mit dem 1. Spinalnerven, welcher aus der Ecke zwischen dem Schädel und der Wirbelsäule hervorkommt. Der so gebildete Strang läuft lateral- und caudalwärts hinter dem dorsalen Teile des Kiemenbogens, nimmt hierunter den 2. und 3. Spinalnerven auf und bildet so den Plexus cervico-brachialis. Während eines Teiles seines Verlaufes ist er mit dem N. vagus durch Bindegewebe lose verbunden. Der Hauptteil des Plexus geht schlingenförmig um den caudalen Teil des Kiemenbogenapparates zu dessen ventraler Fläche. Ein kleinerer Ast läuft gegen den Schulterbogen und verbindet sich hier mit dem 4. und dem grösseren Teile des 5. Spinalnerven zu einem

Stamme, welcher unter dem oben beschriebenen Sehnenstreifen an dem Schulterbogen hindurchschlüpft. Dann teilt er sich in zwei Teile, welche durch das ventrale und dorsale Loch des Schulterbogens als metazonale Nerven im Sinne von Gegenbaur weiter verlaufen.

Eine Zerfaserung des Plexus cervico-brachialis lehrt, dass der Teil desselben, welcher nach der Extremität verläuft, von dem 3. Spinalnerven stammt. In gewissen Fällen ist es nicht ausgeschlossen, dass auch Fasern von dem 2. Spinalnerven beigemischt werden. Es ist deutlich, dass der Zusammentritt der Nerven zum Plexus cervico-brachialis variieren kann. So kann der 3. Spinalnerv für sich verlaufen und sich in zwei Äste spalten, von denen einer zu dem Plexus cervicalis, der zweite zu den Schulterlöchern verläuft. Nicht der ganze 4. und 5. Spinalnerv läuft zu der Extremität. Ein feiner Faden von dem ersten zieht an dem cranialen Rande des Schulterbogens zu der hypobranchialen Muskulatur. Ein ähnlicher Faden von dem 5. verläuft an dem caudalen Rande des Schulterbogens zu den ventralen Körpermuskeln.

Die metazonalen Nerven der Flosse sind leicht darzustellen. Sie entsprechen den 6. bis 14. Spinalnerven. Der 6. und 7. ziehen nach aussen und etwas caudalwärts nach der Mitte des Schulterbogens, wo sie durch die Spalten des scapularen Sehnenbogens nach dem oberen Teil der Achselhöhle verlaufen. Der 8., 9. und 10. gehen ungefähr horizontal nach aussen. Der 11. bis 14. ziehen nach aussen und etwas cranialwärts. Im ganzen convergieren also die Nerven gegen die breite Extremitätenbasis. Der grösste Teil jedes Nerven durchbohrt als N. pterygialis communis die Körperwand und gelangt dann in die vorher beschriebene Achselhöhle. Die schwachen Fortsetzungen verlaufen als segmental angeordnete Rumpfnerven auf der inneren Seite der Körperwand. Die Durchbohrungsstellen der Nn. pterygialis bilden eine schräge Linie, indem

die ersten der metazonalen Nerven die Körperwand gerade unter dem Schulterbogen perforieren, während die folgenden dies allmählich mehr nach vorne tun. Schon die Untersuchung eines kleinen Materiales lässt erkennen, dass die Anzahl und seriale Nummer sowohl der diazonalen wie der metazonalen Nerven variieren können.

Die Variationen gehen aus der folgenden Tabelle hervor.

		Diazonale Nerven	Metazonale Nerven	Seriale Nummer	Anzahl
1	Rechts	3. 4. 5.	6.—15.	3.—15.	13
	Links	3. 4. 5.	6.—14.	3.—14.	12
2	Rechts	2. 3. 4.	5.—13.	2.—13.	12
	Links	2. 3. 4.	5.—13.	2.—13.	12
3	Rechts	3. 4.	5.—13.	3.—13.	11
	Links	3. 4. 5.	5.—14.	3.—14.	12
4	Rechts	3. 4. 5.	6.—14.	3.—14.	12
	Links	3. 4. 5.	6.—14.	3.—14.	12
5	Rechts	2. 3. 4. 5.	6.—14.	2.—14.	13
	Links	2. 3. 4. 5.	6.—14.	2.—14.	13
6	Rechts	3. 4.	5.—13.	3.—13.	11
	Links	3. 4.	5.—13.	3.—13.	11
7	Rechts	3. 4. 5.	6.—13.	3.—13.	11
	Links	3. 4. 5.	6.—13.	3.—13.	11
8	Rechts	2. 3. 4.	5.—13.	2.—13.	12
	Links	2. 3. 4.	5.—13.	2.—13.	12
9	Rechts	3. 4. 5.	6.—14.	3.—14.	12
	Links	3. 4. 5.	6.—14.	3.—14.	12
10	Rechts	2. 3. 4.	5.—13.	2.—13.	12
	Links	2. 3. 4.	5.—13.	2.—13.	12

Die mitgeteilte Tabelle ist von grossem Interesse. Sie zeigt bedeutende Variationen der Flossennerven. In der Gesamtanzahl variieren sie zwischen 11 und 13. 12 Flossen haben 12 Nerven. 5 Flossen besitzen 11 Nerven. 3 Flossen haben 13 Nerven. Auch die seriale Natur der Flossennerven wechselt viel. Sechs Flossen werden von dem 3.—14. Spinalnerven versorgt. Eine gleich grosse Anzahl erhalten Äste von dem 2.—13. Spinalnerven. 5 Flossen werden von dem 3.—13. Spinalnerven versorgt, 2 von dem 2.—14., 1 von dem 3.—15.

Die allgemeinen Schlüsse, die aus dieser Tabelle gezogen werden können, spare ich für den allgemeinen Teil auf. Ich gehe nämlich jetzt zu der Beschreibung des Verlaufes der Flossennerven über, wobei ich mich an die Beschreibung der Fälle halte, deren Flossennerven dem 3.—14. Spinalnerven entsprechen.

Die diazonalen Nerven dringen zu einem Stamm verbunden bis zu dem Schulterbogen. Hier teilen sie sich in einen ventralen und einen dorsalen Nerven, welche durch besondere Kanäle nach der ventralen und dorsalen Fläche der Flosse verlaufen.

Die metazonalen Nerven geben in der Achselhöhle je einen starken Hautast ab und teilen sich dann in der Nähe des medialen Randes des Metapterygiums in je einen ventralen und dorsalen Ast, welche gabelförmig das Metapterygium umfassen, um dann unter dem ventralen und dorsalen Muskel dicht an dem Skelete weiter zu ziehen. Die Nervengabeln bilden eine der charakteristischsten Eigentümlichkeiten in der Verteilung und Anordnung der Flossennerven der Selachier. Sie liegen, wie aus der Fig. 39, Taf. 33/34 hervorgeht, in der Achselhöhle in einer Linie, welche ungefähr parallel mit dem Metapterygium verläuft.

Die vorher beschriebenen anatomischen Data sind durch gewöhnliche Präparation leicht festzustellen. Eine schwierige

Aufgabe ist es aber, die Flossennerven bis zu ihren Enden in der freien Flosse zu verfolgen. Hier führt nur die oben beschriebene Osmium-Methode zum Ziele. Sie liefert aber, recht angewandt, so schöne und vollständige Bilder, als man wünschen kann.

Ein Blick auf die Figuren 33—37 der Tafeln 29/30 u. 31/32 lehrt leicht, den allgemeinen Verästelungstypus der Pterygialnerven zu erkennen. Am besten tritt dies aus natürlichen Gründen im Gebiete der mittleren, grossen Pterygialnerven hervor. Beim ersten Anblicke sieht man, wie die Nerven im grossen und ganzen parallel miteinander oder richtiger mit etwas divergierendem Verlaufe nach aussen bis zum Rande der Flosse verfolgbar sind. Erst im Gebiete des äusseren Teiles des Hornfadensaumes verlieren sie ihre Individualität und gehen in ein schönes sensibles Netz über. Sie laufen also schräg über die Basalstücke und dann parallel mit den Strahlen. Beinahe ganz konstant teilen sich die Flossennerven in zwei ungefähr gleich starke, unter spitzigem Winkel divergierende Äste (g, Figg. 33, 35), welche je einen Strahl zwischen sich fassen und dann weiter peripherwärts ziehen. Die Teilungsstellen der mittleren Nerven liegen im Gebiete der Strahlen. Dieselben Stellen für die Randnerven innerhalb des Gebietes der Basalstücke. Bei meinen Figuren findet man im allgemeinen eine Unterbrechung in den gefärbten Nerven im Gebiete der mittleren Glieder und Endglieder der Strahlen. Dies beruht darauf, dass hier die Aponeurosen der oberflächlichen Radialmuskeln sehr dicht an die Skeletunterlage befestigt sind, eine Befestigung, welche durch die Essigsäuremaceration nur wenig gelockert wird. Eine Freipräparierung dieser Gegend nimmt also eine so lange Zeit in Anspruch, dass das übrige Präparat während dieser verderben würde. Darum habe ich im allgemeinen die Aponeurosen sitzen lassen. Dann dringt aber die Osmiumsäure nicht genügend hinein, und die betreffenden Abschnitte bleiben ungefärbt. Die Fig. 36 zeigt

die vollständigste Färbung, hier kann man die schwarz gefärbten Nerven auch durch den genannten Bezirk verfolgen.

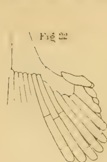
Während des genannten Verlaufes geben die Pterygialnerven zahlreiche Äste ab. Von diesen sind erst zu nennen die oberflächlichen Äste, welche aus den ventralen Ästen bald distal von den Nervengabeln entspringen. Sie verteilen sich in der oberflächlichen Muskelschicht und senden wahrscheinlich auch Fasern nach der oberflächlichen sensiblen Nervenschicht, welche bei Raja ausserordentlich schön hervortritt. Die betreffenden Nerven sind in den Figuren nicht dargestellt, weil sie nach der Wegnahme der Muskeln ihre natürliche Lage verlieren und das Hauptinteresse sich natürlich an die tiefen, zwischen den Muskeln und dem Flossenskelete belegenen Hauptstämme knüpft.

Von den zahlreichen übrigen unter spitzen Winkeln abgehenden Ästen ziehen einige durch besondere Konstanz die Aufmerksamkeit auf sich. Sie sind von etwas schwächerem Kaliber als die Hauptnerven und verlaufen in der Mitte zwischen zwei Nn. pterygiales. Ich nenne sie die Nn. intermittentes (n. i. Fig. 34). Sie entspringen aus jenen nicht weit von dem medialen Rande, oft mit zwei spitzwinkelig zusammenlaufenden Wurzeln von den am nächsten cranial- und caudalwärts belegenen Nerven, verlaufen dann parallel mit diesen distal und nehmen während dieses Verlaufes zahlreiche Anastomosen von den nächsten Pterygialnerven auf. Im Gebiete der Strahlen verästeln sie sich, und die Äste schmelzen mit den Hauptästen der Nn. pterygiales zusammen. Wir werden bei Raja und Chimaera finden, dass diese Nerven eine der charakteristischsten Eigentümlichkeiten der Verästelungsweise der Flossennerven darstellen.

Beachtenswert sind die zahlreichen Anastomosen, welche die Flossennerven verbinden. Gewöhnlich sind sie von sehr einfacher Anordnung. Ein feineres oder gröberes Nervenbündel

spaltet sich von einem N. pterygialis ab, läuft schräg über zu dem nächstliegenden Nerven und verbindet sich mit ihm. Die regelmässigsten Anastomosen finde ich in dem basalen Teil der Flosse, aber nicht in der ganzen Ausdehnung der Flossenbasis, sondern nur in dessen cranialer und caudaler Partie. Der Stamm der diazonalen Nerven ist also regelmässig durch eine starke, bogenförmig um das Flossengelenk verlaufende Anastomose mit dem ersten von den metazonalen Nerven verbunden (a. kr. Fig. 37). Ebenso konstant finde ich eine Längsanastomose zwischen den drei caudalen Nn. pterygiales, welche längs dem medialen Rande des Metapterygiums belegen ist (a. k. Fig. 37). Ohne Zweifel sind diese basalen Anastomosen, welche ich Plexus basilaris nenne, von grossem morphologischem Interesse.

Soviel über die allgemeine Anordnung und Verästelung der Flossennerven. Ihre Anatomie ist aber dadurch durchaus nicht erschöpfend beschrieben. Es zeigt sich, dass jeder Nerv, welcher von Anfang bis zu Ende verfolgt werden kann, eine sehr regelmässige Lage zu dem Flossenskelete einnimmt. Ein Blick auf die Figuren lehrt, dass die Nerven in regelmässigem Abstande voneinander verlaufen und dass sie im allgemeinen zwei Strahlen zwischen sich haben. Die Lagerung der Nerven zu den Strahlen ist so, dass der Nerv an dem proximalen Teil der Strahlen entweder auf der Mitte eines Strahles liegt oder zwischen zwei Strahlen belegen ist. In letzterem Falle findet man zwei ganze Strahlen zwischen zwei Nerven, im ersteren Falle einen ganzen Strahl und zwei halbe. In sowohl dem einen wie anderen Falle teilt sich jeder Nerv in zwei Äste, welche einen Strahl umfassen. In der Höhe des zweiten Strahlengliedes findet man in der Regel einen Nervenast zwischen jedem Strahlenpaar. Natürlich hat diese Regel ihre Ausnahmen, wie aus den mitgeteilten Figuren zur Genüge hervorgeht. Zwei Nerven können näher aneinander rücken, so


Fig 22

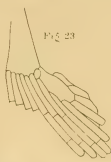

Fig 23


Fig 24


Fig 25


Fig 26


Fig 27

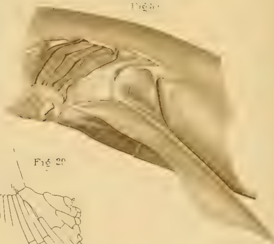

Fig 30


Fig 29


Fig 28


Fig 31



Fig 33


Fig 32



Fig 34

dass sie nur einen Strahl zwischen sich fassen. Auf einer anderen Stelle kann man dann drei Strahlen zwischen zwei Hauptnerven finden. Auch die zwei Endäste brauchen nicht notwendig einen Strahl zwischen sich zu fassen, sondern können unregelmässig verlaufen. Die schön gefärbte Flosse in Fig. 36, Taf. 31/32 zeigt eine solche mehr unregelmässige Verteilung der Endäste über die Strahlen. Näher ausgeführt verhalten sich die ventralen Flossennerven in folgender Weise. Die ventralen Teile der Flossennerven von dem 3., 4. und 5. Spinalnerven laufen, wie schon beschrieben, dicht gelagert, einen Stamm bildend, durch das Loch in den Schulterbogen und teilen sich dann in mehrere Äste für den cranialen Teil der Flosse. Eine Zerfaserung dieses Stammes ist ziemlich leicht auszuführen und lehrt, dass der Flossenteil des 3. Spinalnerven ganz in Äste für den M. abductor übergeht. Der Flossenteil des 4. Spinalnerven sendet einen Ast nach dem vorigen Nerven, welcher also auch für den M. abductor bestimmt ist, nimmt vielleicht einige Fasern von dem nächstfolgenden, dem 5. Spinalnerven, auf und setzt sich dann als erster Pterygialnerv nach dem Gebiete der zwei cranialen Strahlen fort, d. h. er innerviert die Muskelfasern, welche caudal von dem M. abductor am Propterygium und den genannten Strahlen sich befestigen. Unter dem Namen der Pterygialnerven verstehe ich nämlich die deutlichen Nervenäste, welche im Gebiete der Flossen verfolgt werden können und Fortsetzungen der Spinalnerven sind. Sie müssen jeder für sich beschrieben sein, denn ein jeder hat sein bestimmtes Aussehen und vor allem seine ganz bestimmte topographische Lage zu den Skeletteilen.

Die Figuren 33, 34, 35 und 36 auf den Tafeln 29/30 u. 31/32 sind mitgeteilt, um diesen wichtigen Satz zu beweisen, dass die Pterygialnerven ganz bestimmte Beziehungen zu den Strahlen besitzen. Sie stammen alle von Flossen, deren Nerven dem 3. und 14. Spinalnerven entsprechen. Fangen wir die Beschreibung

mit Fig. 33 an, so sehen wir, dass der erste, am meisten cranialwärts belegene Nerv ziemlich schwach ist und, wie schon gesagt, im Gebiete des ersten und zweiten Strahles endigt. Der zweite Pterygialnerv ist schon sehr kräftig und bildet die Fortsetzung des 5. Spinalnerven. Er legt sich dicht an dem Gelenkfortsatze des Schulterbogens an, zieht dann über das craniale Gebiet des Mesopterygiums nach dem 4. Strahl. Der 3. Pterygialnerv (der 6. Spinalnerv) liegt caudalwärts dicht an dem Gelenkfortsatze des Schulterbogens und zieht dann über das Mesopterygium nach dem 6. Strahl, wo er eine sehr deutliche gabelförmige Teilung zeigt. Der 4. Pterygialnerv, die Fortsetzung des 7. Spinalnerven, verläuft zu dem 8. Strahl, der 5. Pterygialnerv (der 8. Spinalnerv) verläuft zu dem 10. Strahl. Der 6. Pterygialnerv (der 9. Spinalnerv) geht an der Grenze zwischen dem Meso- und Metapterygium nach dem 12. Strahl. Der 7. Pterygialnerv (der 10. Spinalnerv) und der 8. Pterygialnerv (der 11. Spinalnerv) verlaufen parallel miteinander, resp. an dem 14. und 16. Strahle. Der 9. Pterygialnerv (der 12. Spinalnerv) zieht schräg über den caudalen Teil des Basale ^{1} des Metapterygiums, fügt sich dann cranialwärts an die Fuge zwischen dem Basale ^{1} und dem Basale ^{2} und läuft nach dem 18. Strahl. Der 10. Pterygialnerv (der 13. Spinalnerv) verläuft diagonal über das Basale ^{2} nach dem 20. Strahl. Der 11. Pterygialnerv (der 14. Spinalnerv) läuft längs dem medialen Rande des Basale ^{2} nach dem 22. Strahl. Caudalwärts sendet er mehrere feine Äste über das dreieckige Stück, welches von dem Endteil der Stammreihe und den rudimentären Radien gebildet ist.

Betrachten wir nun die Flosse, welche in Fig. 35 abgezeichnet ist, so finden wir eine übereinstimmende Verteilung, welche nur in kleinen Details von der vorigen Beschreibung abweicht. Wir finden, dass die grossen Pterygialnerven von dem 2. nach den Strahlen mit geraden Nummern (4, 6, 8 usw.)

verlaufen. Wir sehen, wie der 6. Pterygialnerv genau an der Grenze des Meso- und Metapterygiums verläuft. Wir finden, dass der 9. Pterygialnerv cranial sich an die Fuge zwischen den Basalia des Metapterygiums anfügt, dass der 10. diagonal über das Basale[2] verläuft und dass der 11. an dem caudalen Rande des Basale[2] belegen ist.

Auch bei der schön gefärbten Flosse Fig. 36, Taf. 31/32 finden wir dieselbe Anordnung und Verteilung der Flossennerven und nur geringe Abweichungen. Unter diesen bemerken wir, dass der erste Flossennerv ungewöhnlich kräftig, der zweite, schwächer und mehr unbestimmt, kräftige Anastomosen von dem dritten aufnimmt.

Die Flosse, welche in Fig. 34, Taf. 29/30 in natürlicher Grösse dargestellt ist, zeigt dieselbe Anzahl von Nerven und Strahlen wie in den vorher beschriebenen Fällen. Das Aussehen und die Verteilung der Flossennerven ist ja beim ersten Anblicke dasselbe. Auch die Lage der Nerven zu den Basalstücken ist die gleiche, z. B. die Pterygialnerven 6, 9, 10 und 11. Eine nähere Untersuchung lehrt aber einen gewissen Unterschied kennen. Der 2. Pterygialnerv läuft zwischen dem 3. und 4. Strahle aus. Der 3. Nerv verläuft zwischen dem 5. und 6. Strahle. Der 4. Nerv zieht nach dem 7. Strahl, der 5., 6., 7., 8. und 9. verlaufen resp. nach dem 9., 11., 13., 15. und 17. Strahle. Dann finden wir, dass die beiden caudalen Nerven ganz dieselbe Lage zu den Strahlen wie bei den vorigen einnehmen: der 10. Nerv zieht nämlich nach dem 20. Strahle, der 11. nach dem 22. Strahle und sendet dazu Äste über das caudale, dreieckige Flossenstück. Der Unterschied zwischen dieser letzten Flosse und den vorher beschriebenen besteht also darin, dass die cranialen Nerven bis zu dem 9. etwas cranialwärts verschoben sind, so dass sie zwischen den Strahlen oder im Gebiete der Strahlen mit ungeraden Nummern belegen sind.

Die gegebene Beschreibung gilt für die Flossen, welche von dem 3.—14. Spinalnerven versorgt werden. Nun lehrt aber die Tabelle auf S. 502 die Variation der Flossennerven kennen. Man fragt sich dann, wie die peripheren Nerven sich in den Fällen mit anderer serialer Versorgung verhalten.

In den Flossen, welche ein „ganzes Segment cranialwärts gewandert“ sind, findet man eine ganz ähnliche Anordnung wie in der oben beschriebenen. In Übereinstimmung mit der Vorwanderung entspricht jeder von den Pterygialnerven einem mehr cranialwärts belegenen Segment. Der erste Pterygialnerv, welcher im Gebiete der zwei cranialen Strahlen sich verteilte, ist der 2. Spinalnerv; der letzte Flossennerv, welcher längs dem medialen Rande des Basale [2] verlief, ist der 13. Spinalnerv.

In den Flossen mit nur zwei diagonalen Nerven findet man nur einen Pterygialnerv cranialwärts von dem Gelenkfortsatze des Schulterbogens. Er entspricht dem 4. Spinalnerven und verteilt sich wie gewöhnlich im Gebiete der zwei cranialen Strahlen. Der zweite Flossennerv läuft als erster metazonaler Nerv caudalwärts von dem Gelenkfortsatze des Schulterbogens nach dem 3. und 4. Strahle. Die übrigen Pterygialnerven verhalten sich wie gewöhnlich.

Von ganz besonderem Interesse sind die Flossen, welche nur von 11 Spinalnerven innerviert werden. Ich habe in Fig. 37, Taf. 31/32 eine solche mit Nervenfärbung zeichnen lassen. Die diazonalen Nerven sind ganz wie vorher. Der erste Pterygialnerv, entsprechend dem vierten Spinalnerven, ist schwach und zieht nach den zwei cranialen Strahlen. Der 2. ist kräftig und verläuft nach dem 4. Strahle. Der 3. läuft zwischen dem 5. und 6. Strahle aus. Der 4. Nerv zieht nach dem 7. Strahle. Der 5., 6., 7. und 8. Nerv resp. nach dem 9., 11., 13. und 15. Strahle. Der 9. Nerv zieht nach dem 18. Strahle. Der letzte Pterygialnerv, der 10., ist freilich nicht in seiner ganzen Länge

gefärbt. Doch sieht man seine Endfasern im Gebiete des 20. Strahles, welcher der letzte gut entwickelte Strahl ist, und die rudimentären Strahlen sich verteilen. Hier ist also eine Flosse, wo im cranialen Teile die Nerven den geraden Nummern der Strahlen entsprechen. In der Mitte die ungeraden Nummern und im caudalen Teile wieder die geraden Nummern. Trotzdem gilt ja auch hier die Regel, dass jedem Pterygialnerv zwei Strahlen entsprechen. Die Verteilung und Anordnung ist im übrigen wie bei den Flossen mit einer Versorgung von 12 Spinalnerven. Ein einziger, aber sehr wichtiger Unterschied besteht. Ein Nervensegment fehlt, und in Übereinstimmung hiermit finden wir auch zwei Skeletstrahlen weniger; denn in den vorher beschriebenen Flossen ist es der 20. und 22. Strahl, welche beide in der Verlängerung des Basale[2] belegen sind, bei der Flosse Fig. 37 ist es der 19. und 20. Strahl.

In den vorher beschriebenen Flossen mit 11 Pterygialnerven ist es der 21. und 22. Strahl, welche beide in der Verlängerung des Basale[2] des Metapterygiums belegen sind. Bei der nun beschriebenen Flosse liegen der 19. und 20. Strahl an derselben Stelle, der 21. und 22. Strahl befinden sich als Rudimente in dem kleinen dreieckigen medialen Teile der Flosse. In dem Zusammenhang mit dem Wegfalle des Nervensegmentes hat sich auch die Summe der wohlausgebildeten Strahlen mit zwei vermindert.

Die dorsalen Nerven verhalten sich ganz wie die ventralen. In Fig. 38, Taf. 33/34 habe ich die dorsalen Nerven von einer Flosse mit gelungener Nervenfärbung zeichnen lassen. Die distalen Nerven fallen sehr leicht bei der Maceration weg und sind darum in der Figur nicht wiedergegeben.

Raja.

Das Skelet der Brustflosse.

Von den Rochen habe ich Raja radiata, clavata und batis untersucht. Von diesen eignet sich Raja radiata wegen ihrer kleineren Dimensionen besonders für die Nervenfärbungen. Ein Exemplar von Raja batis hat mir eine ausgezeichnete Nervenfärbung gegeben.

Das Extremitätenskelet ist seit den Untersuchungen von Gegenbaur wohl bekannt. Die Beschreibung, die ich in dem folgenden liefere, ist hauptsächlich in der Absicht gegeben, das Verständnis für die Topographie der Weichteile zu befördern. Mit Recht hebt Gegenbaur hervor, dass der Schultergürtel der Rochen veränderte Verhältnisse darbietet, welche von dem Befunde der Haie ableitbar und auf neue Anpassungen zurückzuführen sind. Besonders bei Raja tritt die Abänderung scharf hervor. Der Schulterbogen bildet einen beinahe geschlossenen, in dorso-ventraler Richtung stark komprimierten Ring, an dem man einen einheitlichen starken ventralen Teil, zwei breite Seitenteile, welche die freie Extremität tragen und zwei dünne dorsale Spangen, welche dicht an der dorsalen Stammuskulatur befestigt sind, unterscheiden kann. Der mittlere stärkere Teil jeder Bogenhälfte bildet ein ungefähr rectanguläres, medialwärts concaves Stück, das besonders caudalwärts stark entfaltet ist, indem die dorsale und ventrale Spange aus dessen cranialem Teil entspringen. Dieser mittlere Teil des Schulterbogens ist von drei Löchern durchbohrt. Man findet ein craniales Loch von ovalem Umkreise, dessen längster Diameter dorso-ventral gerichtet ist und zwei caudale ebenfalls ovale Löcher: ein grösseres dorsales und ein kleineres ventrales. Die drei Löcher werden von einem dreistrahligen

Teil des Schulterbogens getrennt. Die drei Durchlöcherungen verwandeln also den kräftigen, mittleren Teil des Schulterbogens in ein System von regelmässigen Tragbalken. Von diesen verlaufen drei bogenförmig in der Körperwand in dorsoventraler Richtung. Drei Längsbalken verbinden diese und ziehen in cranio-caudaler Richtung. Der dorsale und ventrale Längsbalken verbinden alle drei Querbalken miteinander. Der mittlere Längsbalken ist dünner und vereinigt nur die zwei caudalen Querbalken. Jeder von den drei Querbalken trägt an seiner äusseren Fläche einen gerundeten Gelenkkopf. Der craniale Querbalken schiesst in eine kräftige, dreieckige, frontal gestellte Platte aus, deren lateralwärts gerichtete Spitze einen Gelenkkopf für das Basale des Propterygiums trägt. Dieses verläuft dann nach vorne als ein gebogener und gegliederter, an Mächtigkeit allmählich abnehmender, schliesslich spitzig auslaufender Knorpelstab, dessen Concavität medialwärts gerichtet ist. — Der Gelenkkopf des mittleren Querbalkens trägt das Mesopterygium, dessen Basalstück sich als eine kleine halbmondförmige oder eckige, nach aussen gerichtete Platte darbietet, deren vorderer Teil durch Bindegewebe an dem Fortsatze, welcher den vorderen Gelenkkopf trägt und an dem ersten Basalstück des Propterygiums befestigt ist. Der mediale Rand des Mesopterygiums verläuft nach aussen und in einer gewissen Entfernung von dem cranialen Loche. Die mittlere Längsspanne, welche zwischen den beiden caudalen Löchern belegen ist, trägt die von Gegenbaur beschriebenen, bis an den Schulterbogen getretenen Strahlen. Der Gelenkkopf an der dritten caudalen Querspange ist nach hinten gerichtet und trägt das Basale des Metapterygiums, welches einen nach hinten gerichteten, medialwärts concav spitzig auslaufenden und gegliederten Stab darstellt.

An die jetzt beschriebenen Basalia sind die Strahlen in bekannter Weise angefügt. Die zum Mesopterygium gehörenden

Strahlen, sowie diejenigen, welche hinter diesen direkt an dem Schultergürtel befestigt sind, ziehen ungefähr gerade nach aussen. Die Strahlen des Propterygiums wenden sich je mehr cranialwärts, je weiter nach vorne sie entspringen, und werden hierbei allmählich kürzer. Andererseits nehmen die zum Metapterygium gehörenden Strahlen immer mehr eine Richtung caudalwärts an, bis die kleinen caudalen in die Richtung der Basalia des Metapterygiums auslaufen oder medialwärts davon angegliedert sind. So bildet das ganze Flossenskelet eine deutlich fächerförmige Figur, doch mit dem Unterschiede von einem gewöhnlichen Fächer, dass die Strahlen nicht von einem Punkte ausgehen, sondern von einer Basis, welche beinahe so lang ist wie die Ausdehnung der Flosse in craniocaudaler Richtung, indem die Basis von den Basalia gebildet wird. Der Fächer ist nicht symmetrisch. Der Rand des vorderen Teiles ist ausgeschnitten, so dass der craniale Teil spitz ausläuft, während der caudale Teil gerundet ist. Da die Strahlen alle von der Flossenbasis bis zur Peripherie verlaufen und diese viel länger als die Basis ist, so folgt hieraus, dass die Strahlen peripheriewärts allmählich an Dicke zunehmen, um schliesslich in der äusseren Peripherie gespalten zu werden. Nur die kleine, am meisten cranial- oder caudalwärts belegenen Strahlen sind ungespalten.

Wenn man sich bemüht, die exakte Zahl der Flossenstrahlen festzustellen, so findet man bei Raja dieselben Schwierigkeiten wie bei Acanthias. Die Anzahl ist nicht konstant, und diese Variationen haben gewiss ihren Grund in den variierenden Verhältnissen der kleinen cranialen und caudalen Strahlen. Cranialwärts ist es immer leicht, die Strahlen von den Basalstücken zu unterscheiden. An dem caudalen Ende ist die Natur der Strahlen viel schwieriger zu beurteilen. Hier findet man inzwischen eine Auflösung der Skeletplatte in kleine Knorpelstücke, von denen man nicht sagen kann,

ob sie als die End-Basalstücke oder als Strahlenglieder aufgefasst werden müssen. Wie bekannt, hat Bunge hier eine biseriale Anordnung gefunden von derselben Art wie Gegenbaur bei den Haien. Die Bemerkungen, welche ich gegen diese Auffassung im Kapitel über Acanthias gemacht habe, gelten auch für Raja. Es handelt sich auch hier um eine Einschnürung der Flossenbasis, durch welche das Endglied des Basalstückes und die diesem am nächsten belegenen rudimentären Radien eine Abbiegung medialwärts erfahren haben.

Ich habe sieben Flossen von Raja clavata auf die Zahl der Flossenstrahlen untersucht. Bei der Zählung habe ich nicht die Endstücke des Pro- und Metapterygiums mitgerechnet.

1 Flosse	79	Strahlen
3 Flossen	80	„
2 Flossen	81	„
1 Flosse	83	„

Man bekommt sofort den Eindruck, dass die Unterschiede in den Randstrahlen ihre Ursache haben müssen. Die Zahl der Basalstücke des Propterygiums ist 9 oder 10, d. h. in gewissen Flossen findet man ein kleines Endstück, welches in anderen fehlt. Der erste wohlentwickelte gespaltene Strahl sitzt konstant eingefalzt in der Höhe der Grenze zwischen dem vierten und fünften Basalstücke. In gewissen Fällen liegt er parallel mit der Basalreihe. In anderen Fällen sitzen hier ein, zwei oder drei ungespaltene rudimentäre Strahlen, welche in den verschiedenen Fällen in der Höhe des 9., 8. oder 7. Basale befestigt sind.

Auch bei Raja radiata variieren die Strahlen bedeutend, wie aus der Tabelle auf S. 520 hervorgeht. Die cranialen und caudalen Strahlen verhalten sich wie bei R. clavata.

Die Muskeln der Brustflosse bei Raja.

Die Brustflosse bei Raja besitzt zwei kräftige Muskeln: einen ventralen und einen dorsalen. Jeder von diesen besteht aus einer oberflächlichen und einer tiefen Schicht, welche sich viel leichter als bei den Haien isolieren lassen. Jede von diesen besteht aus einer Anzahl Radialmuskeln, welche sehr regelmässig sind und den Strahlen genau entsprechen. Die tiefen Radialmuskeln entspringen von den Strahlen und endigen zugespitzt im Gebiete der gespaltenen Strahlen. Die oberflächliche Schicht entspringt von den Basalia und dem Schulterbogen und verteilt sich dann peripherwärts in seine Radialmuskeln. Jeder von diesen bildet eine Hülle um den entsprechenden tiefen, indem während des peripheren Verlaufes allmählich die Fasern in den Zwischenräumen zwischen den tiefen Muskeln zur Insertion an den Strahlen sich einsenken. Trotz der Regelmässigkeit der Radialmuskeln findet man doch in der Befestigung der Radialmuskeln eine eigentümliche Unregelmässigkeit. Die mittleren und die caudalen Radialmuskeln endigen zugespitzt gerade in der Mitte zwischen den gespaltenen Strahlen. Im Gebiete des 8., 9. und 10. Pterygialnerven, entsprechend dem 16. bis 20. Strahle findet man die Anordnung, dass die Spitze des Radialmuskels eine caudalwärts gerichtete Biegung macht und an dem caudalen Endstrahl inseriert. Cranialwärts von den genannten Nerven findet man dagegen, dass die Spitzen der Radialmuskeln eine cranialwärts gerichtete Biegung machen und an die cranialen Endstrahlen sich befestigen. Ja, die am meisten cranialwärts belegenen Radialmuskeln von dem 6. inserieren nicht an dem Strahle, zu dem er gehört, sondern an dem nächsthöher cranialwärts belegenen. Hierdurch kommt der erste oder im Falle, dass der erste Strahl sehr klein und unentwickelt ist, die zwei ersten Radialmuskeln zum Inserieren an der Basalreihe

des Propterygiums. Trotzdem stimmen die Radialmuskeln in der Anzahl sehr gut mit den Knorpelstrahlen überein. Das Terminalglied besitzt aber keinen Radialmuskel, darum rechne ich denselben bei der Zählung der Strahlen nicht mit. Caudalwärts stimmen auch die Radialmuskeln mit den Strahlen, wenn diese nicht zu rudimentär sind. Der am meisten medialwärts belegene Strahl, welchen ich, wie vorher gesagt, als Terminalglied der Stammreihe auffasse, besitzt auch seinen Radialmuskel.

Die Nerven der Brustflosse.

Angaben über die Nervenversorgung der Brustflosse der Raijidae findet man bei Braus. Der 1. Pterygialnerv bei Raja clavata kommt von dem 3. Spinalnerven. Die Zahl der diazonalen Nerven bei R. clavata ist 24 (3—26), die der metazonalen Nerven 14 (27—40). Über das Verhalten der Nerven innerhalb der Flosse liefert Braus keine Angaben. Er sagt hierüber in seiner letzten Abhandlung: „Die Rochen schied ich aus, weil wohl kein Zweifel mehr sein kann, dass sie nur durch Vermittelung der Squaliden für die Extremitätenfrage in Betracht kommen.“

Der 1. Spinalnerv zeigt bei Raja radiata ein variierendes Verhalten. Bei einem Exemplare verläuft er auf beiden Seiten an der cranio-vertebralen Grenze. Bei einem anderen ist er nur auf der einen Seite vorhanden. Bei den meisten Exemplaren fehlte er auf beiden Seiten, d. h. der erste von den Spinalnerven dringt durch die Wirbelsäule einige Millimeter caudalwärts von dem cranio-vertebralen Gelenke ganz so, wie Braus es von Raja Vomer zeichnet. Der erste aus dem Rückenmark entspringende Nerv entspricht also dem zweiten Spinalnerv und wird in dem folgenden so bezeichnet. Dieser ebenso wie der dritte besteht nur aus einer ventralen Wurzel. Der

dorsale fehlt nämlich. Bei Raja clavata vermisste ich bei allen den untersuchten Exemplaren den 1. Spinalnerv, d. h. der erste aus dem Rückenmark entspringende Nerv verlief immer in einer gewissen (ungefähr 12 mm) Entfernung von der craniovertebralen Grenze durch die Wirbelsäule, während der Abstand zwischen den übrigen nur 2 mm beträgt. Ganz wie bei den meisten Exemplaren von Raja radiata bezeichne ich also diesen Nerv als den 2. Spinalnerv.

Der Plexus cervico-brachialis wird ungefähr von den 12 ersten Spinalnerven gebildet. Die betreffenden Nerven wenden sich nämlich caudalwärts, legen sich dicht aneinander und bilden einen Strang, welcher neben der Wirbelsäule in einem fibro-cartilaginösen Kanal belegen ist. Ventralwärts wird er von einer dünnen, von der Wirbelsäule auslaufenden Knorpellamelle begrenzt, nach hinten aber durch eine sehnige Haut von der Stammuskulatur getrennt. Dann verläuft der Plexus cervico-brachialis in einem Bogen nach aussen und gibt den cervikalen Teil als einen mächtigen Ast nach der hypobranchialen Muskulatur ab, welcher dann in einem Bogen caudalwärts von dem Kiemenapparate nach vorne verläuft. Der Flossenteil des Plexus cervico-brachialis legt sich dicht an den folgenden Spinalnerven und zwar so, dass ein starkes Nervenbündel entsteht, welches nach dem cranialen Loche in dem Schulterbogen verläuft. Ich nenne diese die proximalen diazonalen Nerven.

Es ist nicht leicht, mit Bestimmtheit zu entscheiden, welcher der erste rostrale Nerv ist, der nach der Flosse verläuft. Bei R. clavata ist es wegen der Grösse der Nerven leichter als bei R. radiata. In meinem Protokolle finde ich für R. clavata bald den zweiten, bald den dritten Spinalnerv als ersten Flossennerv angegeben. Bei R. radiata ist es mir nicht gelungen, mit Bestimmtheit zu entscheiden, welcher der erste Flossennerv ist. Die Elemente des Plexus cervico-brachialis sind nämlich so

fest aneinander gefügt, dass es auch bei stärkerer Lupenvergrösserung nicht möglich ist, die besonderen Nerven zu isolieren. Ich finde es auch nicht wert, auf eine solche Präparation besondere Mühe zu verwenden, da es selbst bei der eingehendsten Lupenpräparation nicht ausgeschlossen ist, dass nicht feine microscopische Elemente übersehen werden. Ich rechne also bei R. radiata den zweiten Spinalnerv als den ersten Flossennerv. Dann bekomme ich bei R. radiata 16 bis 19 proximale, diazonale Nerven, bei R. clavata 18 bis 20 solche und bei einem Exemplare von R. batis 22 dergleichen.

Nach den genannten Nerven folgen 4—7 Nerven, welche sich in verschiedener Weise aneinanderlegen und horizontal nach aussen zu den distalen Löchern in dem Schulterbogen verlaufen. Ich nenne sie die distalen diazonalen Nerven.

Nun folgen 9—14 metazonale Nerven. Sie laufen ungefähr parallel miteinander nach aussen und etwas caudalwärts. Die letzten feinen Pterygialnerven müssen einen cranialen Verlauf einschlagen, um zur Flosse zu gelangen. In ihrer Gesamtheit konvergieren die Nerven gegen die Basis der Flosse.

Die Variationen der Nerven der Brustflossen bei R. clavata und radiata gehen aus den nebenstehenden Tabellen hervor.

Die grössten Variationen findet man bei R. radiata; hier wechselt die Anzahl zwischen 31—35 Spinalnerven. Ganz exakt sind freilich diese Zahlen nicht, da es, wie schon erwähnt, nicht gelungen ist, den ersten Flossennerv mit Sicherheit zu bestimmen.

Die Osmium-Methode liefert ausgezeichnete Resultate mit Hinsicht auf das periphere Nervensystem von Raja. Durch passendes Verfahren kann man, wie Figg. 49 und 56 zeigen, von dem gesamten subcutanen Nervensystem Bilder erhalten. Man sieht ein schönes Nervennetz mit runden oder polygonalen Maschen, welches unter der Haut belegen ist. Zu diesem kommen Äste aus der Tiefe. Man sieht also, wie oberhalb des Schulter-

Raja radiata.

Untersuchte Flossen	Proximale diazonale Nerven	Distale diazonale Nerven	Metazonale Nerven	Summe	Strahlen	Bemerkungen.
1. Rechte Flosse	17	4	11	32		
2. Rechte Flosse	17	4	11	32		
2. Linke Flosse	17	4	11	32		
3. Rechte Flosse	17	6	9	32		
3. Linke Flosse	16	5	11	32		
4. Rechte Flosse	18	4	11	33		
4. Linke Flosse	18	4	11	33		
5. Rechte Flosse	18	4	12	34		
5. Linke Flosse	19	4	12	35		
6. Rechte Flosse	17	4	11	32		
6. Linke Flosse	17	4	11	32		
7. Rechte Flosse	17	5	10	32	68	Der 32. Nerv liegt auf dem 64. Strahl.
7. Linke Flosse	17	5	10	32	68	Der 32. Nerv liegt auf dem 63. Strahl.
8. Rechte Flosse	17	4	12	33		
8. Linke Flosse	16	5	12	33	69	Der 32. Nerv liegt auf dem 64. Strahl, der 33. Nerv liegt auf dem 67. Strahl.
9. Rechte Flosse	18	5	11	34	70	Der 34. Nerv liegt auf dem 67. Strahl
9. Linke Flosse	—	—	—	—	70	
10. Linke Flosse	17	5	11 l. 12	33 l. 34	70	
11. Recht. Flosse	17	4	11	32	68	
11. Linke Flosse	16	5	11	32	70	
12. Recht. Flosse	16	4	11	31	64	
12. Linke Flosse	18	4	11	33	67	
13. Linke Flosse	17	5	11	33	70	Der 32. Nerv liegt auf dem 64. Strahl, der 33. Nerv verteilt sich über 6 Strahlen.

Raja clavata.

Untersuchte Flossen	Proximale diazonale Nerven	Distale diazonale Nerven	Metazonale Nerven	Summe	Strahlen	Bemerkungen
1. Rechte Flosse	18	7	14	39	80	Der 2. Spinalnerv fehlt; Der 1. Flossennerv ist der 3. Spinalnerv
1. Linke Flosse	18	7	13	38	80	„ „ „
2. Rechte Flosse	19	6	13	38	81	Der 2. Spinalnerv ist der erste Spinalnerv
2. Linke Flosse	19	6	13	38	81	„ „ „
3. Rechte Flosse	20	7	12	39		Unentschieden, ob der 2. oder 3. Spinalnerv der 1. Flossennerv ist
3. Linke Flosse	20	7	12	39		„ „ „
4. Rechte Flosse	19	6	14	39		„ „ „
4. Linke Flosse	20	7	12	39		„ „ „
5. Rechte Flosse	19	7	13	39		„ „ „
5. Linke Flosse	19	7	12	38		„ „ „

gürtels die Hautäste von dem Plexus cervico-brachialis zu der Fläche hinaufkommen, um durch Verästelung in dies allgemeine sensible Netz überzugehen. Die Endäste der Spinalnerven innerhalb des Rumpfgebietes treten auch hervor, indem sie medialwärts vom Metapterygium aus der Tiefe auftauchen und gegen die Mitte des Körpers ausstrahlen. Besondere Aufmerksamkeit ziehen die regelmässigen Nerven, welche in der Peripherie der Flosse zwischen den durchschimmernden Enden der Radialmuskeln zum Vorschein kommen und parallel miteinander nach dem dünnen Flossensaume hinziehen. Sie finden sich regelmässig im ganzen Gebiete der Flosse. Der erste liegt an dem spitz auslaufenden Ende des Propterygiums, der letzte ist an dem caudalsten Skeletstrahle zu finden. In etwas vergrössertem Massstabe sind sie in den Figg. 50 und 51

dargestellt, und man findet hier, dass die Anordnung ihrer Endäste etwas verschieden in den verschiedenen Teilen der Flossen ist. Jeder von den zwischen den Radialmuskeln auftauchenden Nervenästen teilt sich in zwei Endäste. In dem mittleren Teile der Flosse (Fig. 51) setzt einer von den Endästen seinen Weg zwischen den Strahlen fort, während der andere in dem Zwischenraume zwischen den durch Spaltung entstandenen Terminalstrahlen hindurchgeht. In dieser Weise kommt in dem betreffenden Flossengebiete regelmässig ein feiner Nervenast zwischen zwei Strahlen zu liegen und geht peripherwärts in das sensible Netz über. In der cranialen und caudalen Partie der Flosse (Fig. 50) setzen dagegen die feinen Nervenendfasern auch nach der Teilung ihren Weg längs den gegeneinander gewandten Rändern der gespaltenen Strahlen fort. So kommt es, dass in den Zwischenräumen zwischen zwei gespaltenen Hauptstrahlen zwei Nervenfäden und zwischen den gespaltenen Endteilen der Strahlen keine Nerven sich befinden. Das beschriebene Detail ist so konstant und auffallend, dass es verdient erwähnt zu werden.

Die beschriebenen feinen Nerven sind die Endausläufer der zahlreichen tiefen Flossennerven. Diese liegen ganz wie bei Acanthias zum grössten Teile in der Tiefe zwischen dem Skelete und den Muskeln. Um sie darzustellen, muss also die ganze bedeckende dicke Muskelschicht entfernt werden. Man erhält dann Bilder wie in Figg. 52, 53 und 54, welche die Gesamtanordnung und Verteilung der Flossennerven darstellen. Das Bündel der proximalen diazonalen Nerven teilt sich in eine ventrale und eine dorsale Portion, welche durch das craniale Loch des Schulterbogens verlaufen und gabelförmig auseinandergehend resp. nach der ventralen und dorsalen Fläche der Flosse verlaufen. Sie verteilen sich dann so über die craniale spitzige Flossenhälfte (s. Fig. 61, Taf. 45/46), dass die meisten Nerven ein kräftiges Bündel bilden, welches in einem schönen, lateral-

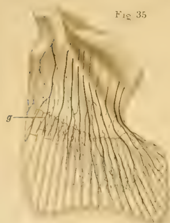


Fig 36

4 u 5 s n

6 s n

14 s n

Fig 37

6 s n

4 u. 5 s n

a cr

a c

13 s n

wärts convexen Bogen längs dem Propterygium verläuft. Von der Convexität gehen in regelmässiger Folge die besonderen Pterygialnerven ab. Der Endast des cranialen Nervenbündels läuft als feiner Faden längs der Spitze des Propterygiums aus. Die drei oder vier letzten von den proximalen diazonalen Nerven laufen in peripherer Richtung schon vom Schulterbogen an gesondert in der Mitte der Flosse und sind die kräftigsten Nerven.

Die Nerven, welche das distale Bündel der diazonalen Nerven bilden, teilen sich auch innerhalb des Schulterbogens in ventrale und dorsale Äste. Schon bei dem Austritte durch ihr Loch im Schulterbogen verlaufen sie gesondert (Fig. 54).

Die metazonalen Nerven teilen sich medialwärts von dem Metapterygium in ventrale und dorsale Nerven. Sie laufen dann schräg über das Metapterygium nach aussen. Je mehr caudalwärts, desto mehr laufen sie nach hinten. In ihrer Gesamtheit verbreiten sich die Flossennerven fächerförmig in derselben Weise, wie vorher in Bezug auf die Flossenstrahlen beschrieben ist.

Die Nerven der Brustflosse von Raja verästeln sich in einer sehr regelmässigen und charakteristischen Weise. Nachdem sie, wie oben beschrieben, eine Strecke in der Flosse gelaufen sind, teilen sie sich konstant in zwei Äste, welche erst gabelförmig divergieren und dann parallel nach aussen verlaufen. Die Teiläste umfassen hierbei den Strahl, zu welchem sie gehören, indem sie längs dessen Rändern verlaufen. Die Äste setzen sich dann in die Terminaläste fort, welche oben beschrieben sind. Die beschriebene gabelförmige Teilung ist das am meisten charakteristische Merkmal der Flossennerven bei Raja. Jeder von den zahlreichen Flossennerven zeigt diese Teilung. Die Gabelungsstellen liegen alle auf einer nach aussen konvexen Linie, wie man dies deutlich in der Figur 54 sieht.

Die zahlreichen Äste der Flossennerven werden am geeignetsten in lange und kurze eingeteilt. Diese sind teils sensibel und laufen zwischen den Mm. radiales zum Plexus nervosus subcutaneus, teils motorisch und verlaufen zu den Radialmuskeln, innerhalb deren die Flossennerven belegen sind. Unter den langen Ästen unterscheide ich oberflächliche und tiefe. Jene sind von derselben Art und Verteilung, wie ich vorher bei Acanthias S. 505 beschrieben habe, und ich finde darum keine Veranlassung, länger bei ihnen zu verweilen. Die tiefen langen Muskeläste sind zweierlei Art. Zwischen den Flossennerven findet man nämlich konstant erstens feine Äste (N. i., Fig. 53 u. 58), welche in den Radialmuskeln verlaufen, die keine grossen Flossennerven besitzen. Sie nehmen während ihres Verlaufes zahlreiche Anastomosen von den beiden Flossennerven auf, zwischen denen sie liegen und sind bis zu den zugespitzten Enden der Radialmuskeln verfolgbar. Sie sind in der Brustflosse der Rochen auf der dorsalen Seite der Flosse besonders stark entwickelt, wie aus der Fig. 53 hervorgeht, welche die dorsalen Nerven von R. batis zeigt. Ihr regelmässiges Vorhandensein und der regelmässige Verlauf motiviert eine besondere Benennung, und ich nenne sie darum Nn. intermittentes. Eine zweite Art von konstanten langen Muskelästen findet man in den peripheren Gabeln der Pterygialnerven entspringend. Sie laufen in den zu dieser gehörenden Radialmuskeln bis zu den spitzigen peripheren Enden.

Schliesslich ist noch zu erwähnen, dass zahlreiche Anastomosen zwischen den Flossennerven vorhanden sind. Es sind feine Äste, welche unter spitzen Winkeln aus einem Nerven entspringen, um dann schräg nach einem anderen zu verlaufen und mit diesem zusammenzuschmelzen. Konstant sind solche Anastomosen medial von dem Metapterygium zu finden. Die Weise, in der die Nn. intermittentes entspringen, nämlich so, dass sie von den nebenliegenden Flossennerven Anastomosen

aufnehmen, macht oft, wenn diese Anastomosen auf derselben Höhe belegen sind, dass man lateral von den Basalia des Metapterygiums Längsanastomosen findet, welche streckenweise mit diesen parallel sind.

Wenn man die gelungenen Osmiumpräparate genau durchmustert, so findet man hie und da Stellen, welche eine besondere Erwähnung verdienen. Ich habe eine solche in Fig. 55 zeichnen lassen. Man sieht ausserordentlich schöne Netzwerke, welche in derselben Höhe wie die tiefen Flossennerven belegen sind. Beim ersten Anblick glaubt man, dass es dieselben Anastomosen sind, welche soeben zwischen den grossen Flossennerven und den Rami longi beschrieben sind. Eine nähere Untersuchung lehrt aber gewisse Unterschiede kennen. Die früher erwähnten Anastomosen sind mehr einfach gebaut als winkelrecht oder schräg verlaufende Verbindungen zwischen den gröberen Nerven. Ich gedenke z. B. gewisser Teile des Präparates, welches in Fig. 53 dargestellt ist. Hier sieht man ja ein motorisches Netz mit ganz regelmässigen quadratischen oder rektangulären Maschen, welche von den oben beschriebenen Nerven und deren Verbindungen gebildet werden. In der Fig. 55 handelt es sich aber um ein mehr unregelmässiges Netz, wo die Maschen mehr gerundet sind und in gewisser Hinsicht Ähnlichkeit mit dem subcutanen Netz darbieten. Gewisse entwickelungshistorische Eigentümlichkeiten, zu denen ich in einem späteren Teil meiner Untersuchungen zurückkomme, machen es mir wahrscheinlich, dass wir hier Strukturen haben, welche nicht ohne weiteres mit den gewöhnlichen Anastomosen etwas zu tun haben. Ich nehme dies tiefe Netz darum mit einem besonderen Namen, das tiefe Grundnetz der Flossennerven.

Die ventralen und dorsalen Nerven verhalten sich in Verästelung, Verteilung und Anastomosenbildung ähnlich. Doch ist schon erwähnt, dass die Nervi intermittentes auf der dorsalen Seite der Flosse kräftiger entwickelt sind als auf der ventralen.

Wir kommen nun zu der wichtigen Frage, wie die Nerven und Strahlen in topographischer Beziehung zueinander sich verhalten. Jeder, welcher die mitgeteilten Figuren über die Flossennerven etwas studiert hat, wird natürlich sofort von der grossen Regelmässigkeit überzeugt, welche sich in den Beziehungen zwischen den Nerven und den Strahlen kundgibt. Die Nerven liegen auf den Strahlen wie bei Acanthias. Entweder haben sie die Lage zwischen den Strahlen, dann findet man zwei Strahlen von einem Nervenpaar eingeschlossen. Oder liegen die Nerven auf der Mitte eines Strahles, dann findet man einen ganzen und zwei halbe Strahlen in jedem Raume zwischen zwei Strahlen. In beiden Fällen gehören zwei Strahlen zu einem Nerven. Wenn wir nun die Tabellen auf S. 520—521 durchsehen, werden wir finden, dass die Zahl der Strahlen nicht der doppelten Zahl der Nerven entspricht. Bei allen den in dieser Hinsicht untersuchten Exemplaren finden wir, dass die Zahl der Strahlen immer grösser ist als die doppelte Anzahl der Nerven. Dies steht ja im Widerspruch mit der oben gemachten Beobachtung, dass zwei Strahlen zu einem Nerven gehören. Um zu entdecken, worin die Ursache zu der mangelnden Übereinstimmung liegt, wird es notwendig, eine eingehende Untersuchung über die Topographie der Nerven und Strahlen anzustellen.

Eine nähere Untersuchung der Beziehungen zwischen den Nerven und den Strahlen (s. Fig. 52, 54 u. a.) ergibt zuerst eine übereinstimmende Verlaufsrichtung zwischen den beiden genannten Flossenbestandteilen. Das Propterygium mit seiner medialwärts concaven Stammreihe und seinem lateralen Strahlenbesatze hat sein ganz entsprechendes Gegenstück in dem cranialen Nervenstamm und den von diesem ausgehenden Nerven. Der Nervenstamm, den ich Truncus nervosus propterygii nenne, verläuft ganz wie die Stammreihe mit einer medialwärts gerichteten Concavität. Er nimmt wie die Stamm-

reihe an Mächtigkeit ab, von seinem lateralen Rande gehen die besonderen Nerven ab wie die Radien von dem Stamme. Freilich findet man das beachtenswerte Faktum, dass nur die caudalsten von den cranialen metazonalen Nerven längs ihren zugehörigen Strahlen verlaufen. Mehr cranialwärts von diesen verlaufen die Nerven schräg über mehrere Strahlen, ehe sie zu ihren zugehörigen Skeletstrahlen gelangen. An diesen angelangt biegen sie nach aussen, teilen sich wie oben beschrieben, und die Teiläste verhalten sich ganz in der mitgeteilten Weise, d. h. der gespaltene Nerv umfasst den Strahl mit seinen Ästen, welche längs den Rändern desselben verlaufen. — In der Mitte der Flosse verlaufen die Nerven wie die Strahlen gerade nach aussen. Caudalwärts biegen sowohl die Nerven wie die Strahlen sich nach hinten.

Die Verhältnisse in dem mittleren grösseren Teile der Flosse sind sehr leicht darzustellen. Hier folgen ja die Nerven mit zwei Strahlen zwischen sich so regelmässig, dass man keine Ausnahme finden kann. Die Darstellung der ersten, d. h. am meisten cranialwärts verlaufenden Äste des Plexus propterygialis ist wegen der Feinheit der Nerven nicht so leicht auszuführen. Während meiner ersten Untersuchungen glaubte ich, dass es sich hier nur um unregelmässige Nervenäste handelte, die keine genauen topographischen Beziehungen zu den Strahlen besitzen und dass der erste regelmässige Nerv im Gebiete des 6. bis 8. Strahles lag. Eine nähere Untersuchung mit geeigneter Maceration und genauer Isolierung lehrte aber, dass schon der erste craniale Nerv genaue Beziehungen zu den zwei ersten Strahlen zeigt. Der Verästelungstypus variiert etwas. Ich verweise zuerst auf die Fig. 58. Hier endigt der Truncus propterygialis mit einem feinen Ast, welcher im Gebiete der zwei ersten Strahlen endigt und den ersten Flossennerv repräsentiert. Der zweite Flossennerv ist sehr deutlich, läuft über den vierten Strahl und teilt sich hier in der erwähnten typischen

gabelförmigen Weise. Zwischen diesen läuft der erste N. intermittens. Er entspringt aus dem zweiten Flossennerv und verläuft dann im Gebiete des dritten Strahles, hierbei Anastomosen von sowohl dem ersten wie dem zweiten Pterygialnerven aufnehmend. Denselben Verästelungstypus findet man bei der Flosse in Fig. 59. Hier endigt der Plexus propterygialis auch mit zwei kräftigen Nerven, von welchen der erste im Gebiete der zwei ersten Strahlen, der zweite mit seiner Gabel über dem vierten Strahle liegt. In Figur 61 ist ein Verästelungstypus wiedergegeben, welcher oft wiederkehrt. Der erste Flossennerv ist auf seinem Wege nach den zwei cranialen rudimentären Strahlen zerrissen. Der zweite und der dritte Flossennerv entspringen gemeinsam. Der erste von diesen ist ziemlich dünn, zeigt trotzdem die charakteristische Nervengabel im Gebiete des vierten Strahles. Alle diese Flossen zeichnen sich dadurch aus, dass die deutlichen, sich gabelförmig teilenden Flossennerven auf den geraden Strahlen belegen sind. In anderen Fällen — ich habe eine solche Flosse in Fig. 57 zeichnen lassen — findet man die Nerven auf den ungeraden Strahlen. Leider ist der erste Nerv zerrissen. Der zweite Flossennerv liegt auf dem dritten Strahle, der dritte auf dem fünften Strahle, der vierte (zerrissen) auf dem siebenten Strahl usw. in regelmässiger Folge. Wir finden also hier dasselbe Verhältnis wie bei Acanthias, nur noch regelmässiger: jeder Nerv entspricht immer zwei Strahlen und liegt entweder auf dem cranialen oder caudalen von diesen. Die cranialen diazonalen Nerven verteilen sich also über eine genau entsprechende Anzahl von Strahlen. So z. B. in Fig. 61, wo 18 solche diazonale Nerven über eine Anzahl von 36 Strahlen sich verteilen. Ebenso regelmässig angeordnet sind die distalen diazonalen Nerven und die metazonalen. In der Tabelle S. 520 habe ich einige osmiumgefärbte Nervenpräparate mitgenommen, wo ich die Anzahl der Flossennerven, der Strahlen und das Verhältnis zwischen

diesen genau festgestellt habe. Man findet da, dass bei ihnen allen die Regelmässigkeit sich bis zu dem vorletzten Nerv erstreckt. So z. B. im Falle 8., wo der 32. Nerv auf dem 64. Strahle liegt. Der 33. Nerv liegt auf dem 67. Strahle und verteilt Äste über noch zwei caudale Strahlen. In den meisten Fällen reicht die Regelmässigkeit bis zu dem letzten Nerv. Die letzten Strahlen — 2 bis 6 zur Anzahl — mit ihren Radialmuskeln bekommen ihre Äste aus dem letzten Flossennerv. Durch diese Befunde erklärt sich die Unregelmässigkeit zwischen der Anzahl der Nerven und der Strahlen. Bei allen den untersuchten Rochen überstiegen die Strahlen die doppelte Anzahl der Nerven. Diese Strahlen entsprechen immer dem caudalen, von dem Rumpfe abgelösten Teile der Flosse. Hier verteilt sich der letzte Flossennerv immer über mehrere Strahlen.

Eine Vergleichung zwischen den Befunden bei Raja und Acanthias lehrt eine genaue Übereinstimmung in Anordnung, Aussehen und Verteilung der Nerven kennen. Die Verästelung der Nerven, das Verhältnis zu den Strahlen ist ganz dasselbe. Im caudalen Teile findet man eine Übereinstimmung darin, dass ein oder zwei Nerven in Beziehung zu den Strahlen ausgefallen sind. Nur cranialwärts finden wir Verschiedenheiten, welche im Zusammenhang mit der verschiedenen Entfaltung dieser Teile der Flossen stehen. Bei Acanthias ist der craniale Teil der Muskulatur stark entwickelt und inseriert direkt an dem Basalstück des Propterygiums. Der erste craniale Flossennerv verteilt sich ganz in diesem Muskel. Bei Raja findet man dergleichen nicht. Hier hat das Basalstück des Propterygiums eine sehr starke craniale Entfaltung erfahren und ist reichlich mit lateralen Radien besetzt. Diese Eigentümlichkeit des Skeletes entspricht dem Truncus propterygii, wie schon oben genannt. Hier hat doch der erste craniale Nerv zwei entsprechende Strahlen.

Die Nerven der Selachierflosse bieten in ihrer Anordnung

und Verteilung so einfache Verhältnisse wie möglich dar. Sie bilden geradlinige Fortsetzungen der Spinalnerven und folgen wie diese regelmässig nacheinander. Cranialwärts treten die Pterygialnerven näher aneinander und bilden Stämme, in denen die Nerven ihre regelmässige Folge noch bewahrt haben. Zwischen den Hauptnerven verlaufen die Nn. intermittentes. Sie sind feinere Äste und nehmen zahlreiche Anastomosen sowohl von am nächsten liegenden rostralen und caudalen Nerven auf.

Die Gefässe der Brustflosse bei Acanthias und Raja.

Die Beschäftigung mit den Schlagadern der Acanthiasflosse führte mich, wie schon gesagt, zu einer Untersuchung, welche die gesamten Bestandteile der Selachierflosse umfasste. Ohne eine genaue Kenntnis der Flossennerven ist es nämlich nicht möglich, die Verhältnisse der Arterien zu eruieren. Eine nur deskriptive Darstellung der Gefässe, welche keine Rücksicht auf die Beziehung zu den umgebenden Teilen nimmt, ist ohne Wert.

Die Arterien der paarigen Selachierflossen sind sehr wenig untersucht. Die vollständigste Untersuchung über das Arteriensystem der Selachier stammt, soviel ich weiss, von Parker. Er beschreibt den Ursprung und den Verlauf der A. subclavia und gibt an, dass dies Gefäss sich in die A. brachialis und hypobrachialis teilt. Von jener spricht er nur, dass sie „passes at first slightly forwards and downwards, then outwards through a foramen in the schoulder girl, situated at about the level of the mesopterygium, to the pectoral fin, which it supplies.“ Unter dem Namen the hypobranchial artery versteht Parker die Fortsetzung der A. subclavia ventralwärts. Er beschreibt sehr genau deren Verlauf durch die ventrale Wand des Pericardialsackes und deren Vereinigung mit derjenigen der anderen

Seite an der Vereinigungsstelle des Herzventrikels mit dem Conus arteriosus. Die Fortsetzung des so gebildeten Stammes cranialwärts wird ebenfalls genau beschrieben. Über die Art und Weise, wie die Arterien innerhalb der Flosse sich verhalten, macht er gar keine Angaben.

Für ein genaues Studium der A. und V. subclavia ist eine Kenntnis der topographischen Verhältnisse in dem Gebiete der Rumpfwand, wo die Flosse befestigt ist, notwendig. Wie aus den vorhergehenden Beschreibungen und der Fig. 30, Taf. 29/30 hervorgeht, ist der Schulterbogen schräg in die Rumpfwand eingesetzt, so dass er mit dem spitzigen dorsalen Ende an die Stammuskulatur stösst, und dann nach ventral- und ein wenig rostralwärts verläuft. Die innere Fläche ist unbedeckt von Muskeln. Von oben und innen kommen die proximalen Pterygialnerven (3. bis 8. Spinalnerven) und verlaufen convergierend nach aussen und caudalwärts schräg über die genannte Fläche des Schulterbogens (Figg. 39 u. 40). Die Lage der V. subclavia ist in Fig. 40, Taf. 33/34 deutlich zu sehen. Ihr Lumen ist geöffnet, und man sieht die offene Vene längs dem caudalen Rande des Schulterbogens verlaufen.

Die A. subclavia entspringt aus der Aorta (Fig. 39 u. 40) ungefähr an der Stelle, wo die letzten Kiemenvenen einmünden. Sie verläuft nach aussen und ist zuerst von den Spinalnerven durch eine Fascia und den oberflächlichen Teil der Stammuskulatur getrennt. Dann legt sich die Arterie an den achten Spinalnerven an, verläuft spiralförmig um dessen oberen Rand und hintere Seite, macht dann eine sehr charakteristische, caudalwärts gerichtete Biegung unter dem Niveau des gesamten Nerven und kann hierunter bis zu dem neunten Spinalnerven kommen und eine Strecke längs diesem hinziehen. Während dieses Verlaufes ist die Arterie über die dorsale Muskulatur passiert und befindet sich jetzt vor der medialen Spitze des Schulterbogens. Nun verläuft sie schräg

nach aussen und ein wenig cranialwärts längs dem caudalen Rande des Schulterbogens ganz in der Wand der dünnen sinusartigen V. subclavia. Während dieses Verlaufes zieht sie hinter dem 8. und 7. Spinalnerven hin gerade an der Stelle, wo diese Nerven die Rumpfwand durchdringen. Nun geht sie zwischen dem 6. und 7. Nerven und dann nach vorne vor dem ersten von diesen, welcher nach der Flosse dicht an dem Gelenkfortsatze des Schulterbogens verläuft. Dann geht die Arterie etwas caudalwärts von dem Loche des Schulterbogens, durch welches die diazonalen Nerven verlaufen, und setzt danach ihren Weg längs dem ventralen Teile des Schulterbogens fort. In der Herzgegend angelangt, verläuft die Arterie auf der inneren Fläche des Schulterbogens cranialwärts, teilt sich in der Wand des Pericardialsackes in Äste und endigt mit feinen Ästen im Gebiete des Bulbus arteriosus cordis.

Im ganzen beschreibt die Arteria subclavia in der Rumpfwand einen Bogen, welcher dem caudalen Rande des Schulterbogens entspricht. Hierunter geht sie dicht an dem Gelenkfortsatze und an dem Loche des Schulterbogens vorbei, und in dieser Gegend werden die Arterien für die Flosse abgegeben. Nachdem nämlich die Arterie in der Höhe des Zwischenraumes zwischen dem 6. und 7. Nerven durch die Rumpfwand gedrungen ist und also den obersten Teil der Achselhöhle passiert hat, gibt sie ganz nahe aneinander zwei Arterien ab, welche beide für die Flosse bestimmt sind, aber einen ganz verschiedenen Weg einschlagen. Die eine, die A. pterygialis medialis s. A. metapterygii, geht unter rechtem Winkel ab und verläuft dann etwas dorsalwärts von dem medialen Rande des Metapterygiums caudalwärts (Figg. 39 u. 44). Hierbei verläuft sie sehr regelmässig hinter den ventralen Pterygialnerven der 7. und 13. Spinalnerven, diese unter rechtem Winkel kreuzend, ein paar Millimeter lateralwärts von den Nervengabeln. Ihr Endast passiert hinter dem kleinen

medialwärts abgebogenen Stück, welches von den rudimentären Strahlen aufgebaut ist und endigt mit Ästen in dem Flossensaume des caudalen Teiles der Flosse.

Die zweite Hauptarterie, die A. pterygialis lateralis s. A. mesopterygii, welche an derselben Stelle der A. subclavia wie die A. pterygialis medialis oder ein paar Millimeter davon entspringt, zieht nach dem Loche im Schulterbogen, wodurch die diazonalen Nerven verlaufen, dann läuft sie durch den ventralen Kanal nach der ventralen Fläche der Flosse (Figg. 42, 43 u. 44). Hier zieht sie über den Gelenkfortsatz des Schulterbogens, dann über den medialen Teil des Basale mesopterygii ein paar Millimeter von dessen medialem Rande, danach geht sie schräg über die caudalen Strahlen des Mesopterygiums und die cranialen Strahlen des Metapterygiums und endigt mit einem Aste, welcher längs dem 16. Strahle seinen Weg in den Flossensaum fortsetzt. Während dieses Verlaufes zieht die Arterie hinter dem 3. bis 8. ventralen Pterygialnerven, unter schrägem Winkel den Verlauf dieser Nerven kreuzend.

Die A. pterygialis lateralis bildet die Hauptarterie der Flosse. Aus deren lateralem Rande entspringen nämlich eine Menge von Ästen, die Aa. radiales, welche in der Richtung der Strahlen und der Flossennerven peripheriewärts verlaufen und hierunter durch zahlreiche Anastomosen verbunden sind. Schliesslich erreichen sie den Flossensaum. Hier bilden sie ein schönes Netzwerk zusammen mit den vorher beschriebenen Ästen von der A. pterygialis medialis. Dies periphere Arteriennetz der Flosse liegt zwischen den Hornstrahlen, also in der mittleren Tiefe des dünnen Flossenabschnittes. Die Bestandteile des Netzes sind macroscopisch bis zum Rande des Flossensaumes verfolgbar. Ich verzichte auf eine nähere Beschreibung und verweise statt dessen auf die Figg. 39, 42, 43, 44, Taf. 33/34, 35/36, welche die Details der Gefässanordnung gut hervortreten lassen.

Von den Ästen der A. pterygialis lateralis verdient eine konstante Arterie, die A. propterygii, genannt zu werden. Sie entspringt, nachdem die A. pterygialis lateralis den Kanal des Schulterbogens passiert hat. Bei schwächerer Ausbildung endigt sie im Gebiete des Propterygiums. Stärker ausgebildet (Fig. 43) läuft sie über die cranialen Strahlen, anastomosiert mit der ersten deutlichen A. radialis und bildet dann eine schöne Arterienarkade, von welcher feine Äste abgehen und längs den Strahlen weiterziehen.

Die nun beschriebenen Arterien bilden die Hauptstämme der Arterienformation der Brustflosse des Acanthias. Daneben findet man einige kleinere Äste, welche auch verdienen genannt zu werden. Von der A. metapterygii gehen in der Achselhöhle eine Anzahl Äste gewöhnlich unter rechtem Winkel ab (Fig. 45, Taf. 35/36). Sie laufen sowohl medialwärts wie lateralwärts. Jene ziehen längs den Nerven nach der Körperwand und verbinden sich hier in dem vorderen Teile der Körperwand zu einem Längsstamme. Die lateralen Äste verlaufen nach der freien Flosse und teilen sich hier in oberflächliche Äste, welche in dem ventralen Muskel endigen, und tiefere Äste, welche sich direkt an die Basalia des Metapterygiums legen. Sie wechseln ziemlich viel, wie aus den Fig. 42, 43 und 44 hervorgeht, und anastomosieren mit einer längslaufenden schwachen, aber doch in den meisten Fällen konstanten Arterie, die ich A. metapterygii accessoria nenne. Im allgemeinen entspringt diese direkt aus der A. subclavia ein wenig mehr ventralwärts von dem Abgange der Aa. pterygiales medialis und lateralis. Dann läuft sie medialwärts von dem Gelenkfortsatze des Schulterbogens und weiter längs dem Basale des Metapterygiums in der Nähe von dessen lateralem Rande. Hierunter anastomosiert sie oft sowohl medialwärts durch die vorher beschriebenen queren Äste mit der A. pterygialis medialis, wie wie auch lateralwärts mit den Ästen der A. pterygialis lateralis.

Die nun beschriebenen Arterien gehören im grossen und ganzen der ventralen Fläche der Flosse an. Nur von dem Endaste der A. pterygialis medialis ist erwähnt, dass er über dem dorsalen Teile des Endgebietes des Metapterygiums verläuft, bis ihre Äste den Flossensaum erreicht haben. Die hier befindlichen Arterien liegen, wie schon erwähnt, in der Mitte zwischen den ventralen und dorsalen Hornfäden. Die Verteilung und Anordnung der Arterien an der dorsalen Fläche der Flosse geht aus Fig. 41, Taf. 33/34 hervor. Am meisten medial sieht man den Endast der A. metapterygii. An der Grenze des Meta- und Mesopterygiums in dem Grenzgebiete zwischen den Basalia und den Strahlen kommt ein starker perforierender Ast von der A. mesopterygii, welcher in eine schöne, lateralwärts gerichtete Arkade sich fortsetzt. Weiter findet man schräg, längs den Nerven verlaufende Arterien, welche aus der A. pterygialis medialis entspringen. Eine von diesen ist konstant und verläuft auf der dorsalen Fläche des Basale mesopterygii. Sie entspringt direkt aus der A. subclavia. Übrigens findet man hier nicht unbedeutende Variationen. Bei anderen Flossen finde ich nicht den durchbohrenden Ast der A. mesopterygii. Die schräg verlaufenden Äste von der A. pterygialis medialis sind in diesen Flossen stärker entwickelt und bilden ein Netz auf der dorsalen Fläche des Skeletes.

Aus der vorhergehenden Beschreibung geht hervor, dass die Arterien der Acanthiasflosse eine nicht so einfache Anatomie darbieten. Wie erwähnt, lässt Parker die A. subclavia sich teilen in die A. brachialis und hypobrachialis. Diese bildet die ventrale Fortsetzung der A. subclavia. Ich kann mich dieser Terminologie bei der Beurteilung der Verhältnisse bei Acanthias nicht anschliessen. Die A. subclavia ist eine einheitliche, gut charakterisierte, in der Rumpfgegend bogenförmig verlaufende Arterie. An der Stelle, wo dieser Bogen die Wurzel der freien Flosse tangiert, entspringt nicht eine

A. brachialis, sondern konstant zwei starke Arterien, die A. pterygialis medialis und lateralis. Inzwischen entspringen an derselben Stelle auch die A. metapterygii accessoria und die starke dorsale Arterie im Gebiete des Mesopterygiums. Der Name, A. brachialis, welchen Parker für die A. pterygialis lateralis braucht, ist nicht zu empfehlen. Sie führt den Gedanken auf die gleichnamige Arterie der pentadactylen Extremität und ist darum in hohem Grade irreführend. Überhaupt scheint man, nach den kurzen Angaben in den Hand- und Lehrbüchern zu urteilen, geglaubt zu haben, dass die Arterienverhältnisse in der Flosse und der pentadactylen Extremität dieselben wären. Das ist aber ein grosser Irrtum. Weder die A. subclavia, noch die peripheren Flossenarterien sind mit den Arterien in den Extremitäten der höheren Tiere homolog. Die Vorgänge, welche zu den beiden verschiedenen Zuständen führen, sind von derselben Art, sie führen aber zu grundverschiedenen Zuständen, weil der Grundplan der Flosse und derjenige der pentadactylen Extremität in Übereinstimmung mit deren ungleicher Funktion ganz verschieden sind. Bevor ich aber auf diese wichtigen Fragen eingehe, wird es notwendig sein, noch mehr von den Gefässen kennen zu lernen.

Ich gehe daher zuerst zu einer Besprechung der Variationen bei den Arterien der Acanthiasflosse über. Schon die Untersuchung einer kleinen Anzahl verschiedener Flossen zeigt verschiedene Lageverhältnisse zwischen der A. subclavia und den Spinalnerven. Die beistehende Tabelle zeigt dieses.

Bei den meisten Exemplaren verläuft die A. subclavia, wie vorher beschrieben ist: erst längs dem 8. Spinalnerv, dann längs dem 9. und so schräg nach aussen rostralwärts hinter dem 8. und 7., um zwischen dem 6. und 7. ventralwärts weiter fortzusetzen. In zwei Fällen verläuft sie nur längs dem 8. Spinalnerven, in einem Falle nur längs dem 9. Spinalnerven. In drei Fällen verläuft sie hinter dem 8., 7. und 6. und zieht

Nr.		A. subclavia.			A. pterygialis medialis.
		Längs dem	Hinter dem	Vorn zwischen	
1	Links	8. Sp. N.	8. 7. 6.	5. u. 6.	Hint. d. ventr. Aste d. 7. Sp.-N.
2	Rechts	9. Sp. N.	8. 7	6. u. 7.	„ „ „ 7. „
	Links	8. 9. Sp. N.	9. 8	7. u. 8.	„ „ „ 8. „
3	Rechts	8. 9. Sp. N.	8. 7. 6	5 u. 6	„ „ „ 6. „
	Links	8. 9. Sp. N.	8. 7. 6.	5. u. 6	„ „ „ 6. „
4	Rechts	8. 9. Sp. N.	8. 7.	6. u. 7.	„ „ „ 7. „
	Links	8. 9. Sp N.	8. 7.	6 u 7	Vor d. „ „ 7 „
5	Rechts	8 Sp. N.	8. 7.	6. u. 7.	„ „ „ 7. „
	Links	8. 9. Sp. N.	8. 7.	6. u. 7.	„ „ „ 7. „

dann nach vorn zwischen dem 5. und 6. In einem Falle läuft sie nur hinter dem 9. und 8. Spinalnerven und dann nach vorne zwischen dem 7. und 8. Die Lage der A. subclavia bei dem erwachsenen Acanthias lehrt also, dass sie zu verschiedenen Körpersegmenten gehört, nämlich zu dem 6., 7., 8. und 9. Diese Befunde berechtigen zu dem Schluss, dass sie aus Queranastomosen zwischen den Arterien dieser Segmente entsteht. Die ontogenetische Entwickelung bestätigt diese Deduktion und lehrt, dass die Arterie aus einer allgemeinen Anlage hervorgeht, welche die Möglichkeiten zu diesen verschiedenen Anordnungen in sich einschliesst.

Der Ursprung und erste Teil der A. pterygialis medialis variiert auch ziemlich viel. Im allgemeinen entspringt sie aus dem Stück der A. subclavia, welches zwischen dem 6. und 7. Spinalnerven belegen ist und kann in ihrem obersten Teile entweder vor oder hinter dem ventralen Pterygialaste des 7. Spinalnerven verlaufen. In zwei Fällen entspringt sie aus dem Stücke der A. subclavia, welches zwischen dem 5. und 6. Spinalnerven liegt, dann zieht sie hinter dem ventralen Ptery-

gialaste des 6. Spinalnerven. In einem Falle entspringt sie aus der A. subclavia zwischen dem 7. und 8. und verläuft so hinter dem ventralen Pterygialaste des letzten Nerven.

Auch innerhalb der Flosse findet man in den Einzelheiten Variationen in der Anordnung, Verteilung und Vorhandensein der feineren Arterien. Sie gehen aus den Figg. 42—44, Taf. 35/36 hervor. Wenn man alle diese Variationen zusammenstellt, so bekommt man ein zusammenhängendes Arteriennetz, welches die ventrale Fläche des Flossenskeletes bedeckt. Dies Netz ist kein indifferentes. Es verhält sich ganz wie das tiefe Nervennetz, d. h. es besteht aus ganz bestimmt gelagerten Stämmen, welche durch Anastomosen verbunden sind.

Bei Raja clavata entspringt die A. subclavia von der hinteren Seite der Aorta an der Einmündungsstelle der vierten A. branchialis efferens. Nun zieht die mächtige Arterie direkt nach aussen, dringt durch das Bündel der diazonalen Nerven zwischen dem 18. und 19. und verläuft nach hinten gelagert im Verhältnisse zu den Nerven mit diesen durch das proximale Loch des Schulterbogens. Innerhalb dieses teilt sie sich in ihre mächtigen Endäste, die A. propterygialis und A. pterygialis lateralis. Jene läuft parallel mit den Basalia des Propterygiums in einem schönen Bogen cranialwärts ein paar Millimeter von dem Truncus nervosus propterygii dorsalwärts von den von diesem lateralwärts verlaufenden Nerven. Von dem medialen Rande des Bogens gehen feine Äste ab, welche sich in der Muskulatur längs den Basalia des Propterygiums verteilen. Aus dem lateralen, konvexen Rande entspringen einige kräftige Aa. radiales, welche in der Richtung der Strahlen peripheriewärts verlaufen. Die A. pterygialis lateralis legt sich zuerst dicht an den ventralen Teil des Schulterbogens, dann verläuft sie ein paar Millimeter von dem Basale des Metapterygiums und beschreibt hierunter einen mit der Konkavität





























Figg 38. Ester Johansson del
Figg 39 41. Gust Wennman del

Kgl. Universitätsdruckerei H. Stürtz A G Würzburg.

medialwärts gerichteten Bogen. Die Lage zu den Nerven ist beachtenswert. Zuerst verläuft die Arterie ventral von den diazonalen Nerven. Dann zieht sie hinter den metazonalen Nerven, zwischen diesen und dem Skelet hin. Von der konkaven Seite des Bogens gehen feine Äste ab, welche zu der Bildung eines Netzes auf den Basalia des Metapterygiums zusammentreten. Von der Konvexität der A. pterygialis lateralis gehen zahlreiche Aa. radiales ab. Sie verlaufen parallel mit den Strahlen und sind bis an den Flossensaum verfolgbar.

Das Bild der Arterienversorgung der Brustflosse bei Raja ist also sehr charakteristisch, wie aus der Fig. 62 hervorgeht. In der Basis der Flosse liegen zwei grosse Arterien, welche parallel mit den Basalia verlaufen und schräg über oder unter den Flossennerven verlaufen. Von diesen Stämmen gehen die Aa. radiales ab und verlaufen längs den Strahlen. Von diesen gehen feinere Äste, welche im allgemeinen quer zu den Strahlen verlaufen, je näher der Peripherie der Flosse, desto mehr anastomosieren sie miteinander. Eine regelmässige Anordnung der Aa. radiales findet man nicht. Aus der Figur 62 ist ersichtlich, dass sie in dem einen Falle näher aneinander, in dem anderen weiter voneinander belegen sind. Man findet Arterien, welche nur durch einen Strahl voneinander getrennt sind, während auf anderen Stellen sogar fünf Strahlen zwischen zwei Arterien eingeschoben werden können. Nur in dem peripheren Gebiete der Flosse findet man ein sehr regelmässiges Bild. Die Schlagadern bilden hier ein schönes Netz mit rektangulären Maschen. Innerhalb einer Zone findet man zwei Strahlen zwischen den Arterien, weiter peripheriewärts liegt eine Arterie in jedem Zwischenraume zwischen den Strahlen. In beiden Zonen sind die längsverlaufenden Arterien durch Queranastomosen verbunden. In dem ersten der oben genannten Zonen sind die rektangulären Maschen weit grösser als in den letzten.

Von der A. subclavia gehen noch zwei Arterien ab, welche unser Interesse verdienen. Eine A. pterygialis medialis ist wie bei Acanthias vorhanden. Sie entspringt aus der A. subclavia ein paar Millimeter medialwärts von dem Loche des Schulterbogens und passiert dann hinter den ventralen Nerven zuerst medialwärts von dem Schulterbogen, darauf längs den Basalia des Metapterygiums und ist bis zu dem caudalen Teile der Flosse zu verfolgen. Die Arterie ist ziemlich schwach. Im Zusammenhang hiermit steht auch, dass sie inzwischen unterbrochen ist und caudalwärts aus einer anderen Rumpfwandarterie entspringen kann.

An der Stelle, wo die A. subclavia im Loche des Schulterbogens in die A. propterygialis und pterygialis lateralis zerfällt, entspringt eine schwächere Arterie, welche bei Acanthias der Fortsetzung der A. subclavia ventralwärts entspricht. Ihr kleineres Kaliber macht, dass bei Raja die obengenannten Flossenarterien die direkte Fortsetzung der A. subclavia bilden, während die genannte Fortsetzung mehr wie ein Nebenast der A. subclavia hervortritt. So ist es nicht beim Acanthias, indem hier die betreffende Arterie die geradlinige Fortsetzung der A. subclavia bildet. Die von Parker gebrauchte Benennung, die A. hypobranchialis, ist also hier mehr berechtigt. Die Arterie verläuft hinter dem Schulterbogen rostralwärts, durchbohrt die hypobranchiale Muskulatur dorsalwärts von dem Schulterbogen, gibt kräftige Äste an den Pericardialsack ab und setzt sich dann in die Anastomose fort, welche die vorderen Enden der Aa. branchiales efferentes verbindet.

Die Arterien der Brustflosse bei Acanthias und Raja stimmen in ihren Hauptzügen miteinander überein. In beiden Fällen findet man eine A. subclavia, welche bogenförmig in der Rumpfwand verläuft und mit ihrem Endteile bis in das hypobranchiale Gebiet sich erstreckt. Von dieser Arterie läuft

als Hauptgefäss die A. pterygialis lateralis mit den diazonalen Nerven durch das Loch des Schulterbogens und zieht dann lateral von dem Metapterygium nach dem caudalen Flossenabschnitte. Die mächtige Entwickelung der A. propterygialis ist ein besonderes Zeichen der Rajaflosse, welche mit der starken eigenartigen Entfaltung des Propterygiums und des Truncus nervosus propterygialis im Zusammenhang steht. Von den in der Flossenbasis belegenen Hauptstämmen ziehen die Aa. radiales längs den Strahlen. Sie verbinden sich mit queren Anastomosen und bilden je mehr distalwärts ein desto reicheres Arteriennetz.

Die Wand der Venen des Acanthias ist von einer ausserordentlichen Dünne und zeigt im Zusammenhang damit ein sehr charakteristisches Verhalten zu der Umgebung. Die dünne Wand ist nämlich mit der Umgebung, den Knorpeln, Muskeln, Fascien usw. auf das intimste zusammengewachsen. Nirgends tritt darum der besonders von Braune hervorgehobene Einfluss der Umgebungen auf die Strömung in den Venen so deutlich als hier hervor. Die V. subclavia ist ein ganz vorzügliches Beispiel von dieser Anordnung. Sie bildet nämlich ein lacunäres Gefäss, welches zwischen dem Schulterbogen und der Körperwandmuskulatur verläuft und kaum eine selbständige Wand besitzt.

Wenn man die innere Fläche der Rumpfwand betrachtet (Fig. 46, Taf. 35/36), so findet man unter dem glänzenden Peritoneum eine starke Fascia, welche besonders in der Gegend des Schulterbogens eine feste, beinahe sehnige Tectur besitzt. Einheitlich in seinem medialen Teil teilt sie sich lateralwärts in drei oder mehrere Zipfel, welche feine Spalten zwischen sich fassen, die von den Nerven zum Durchtritt nach dem Loche im Schulterbogen und zu der freien Extremität benutzt werden. Schneidet man diese Fascia durch, so kommt man

direkt in die weite V. subclavia (Fig. 40, Taf. 33/34). Die sehnige Fascia bildet also deren vordere Wand. Die hintere Wand ist in ihrer ganzen Ausdehnung unzertrennlich mit dem Periost der ventralen Fläche des Schulterbogens verbunden. Die diazonalen Nerven, die zwei cranialen von den metazonalen und die A. subclavia verlaufen auch in der hinteren Wand der Vene, indem sie direkt an den Schulterbogen gelagert sind. Ein bedeutender Wandstreifen der Vene stösst nach unten, zwischen der Fascia nach vorne und dem Schulterbogen nach hinten, direkt an die Muskulatur. Die Vene ist auch hier mit diesem intim verbunden. Weiter ist zu berücksichtigen, dass ein Teil der ventralen Muskulatur sich in der oben genannten Fascia befestigt.

In dieser Weise eingemauert zwischen dem Skeletbogen, der Fascia und der Muskulatur ist die Vene hinsichtlich des Füllungsgrades ganz von der Umgebung abhängig. Wird die Rumpfwand kontrahiert, so spannt sich die genannte Fascia und entfernt sich von dem Schulterbogen. Die vorderen und caudalen Teile der Venenwand entfernen sich hierbei von den hinteren, an dem Schulterbogen befestigten, und ein weites Klaffen des Venenlumens kommt zustande, das als ein Aspirator wirkt.

Die V. subclavia bei Acanthias ist also ein ausserordentlich gutes Beispiel von einem Saugherzen in der Fassung von Braunes. In sie münden nicht nur die Flossenvenen, sondern auch die grossen Venen der Rumpfwand: die V. lateralis, die V. parietalis dorsalis und die V. mediana. Die Vene hat keine selbständige Wand. Ihre Endothelbekleidung ist direkt an dem Schulterbogen, dem Rumpfmuskel und der oben beschriebenen Fascia befestigt. Ihr Füllungsgrad ist direkt von dem Spannungsgrade dieser Teile abhängig.

Der nähere Verlauf der V. subclavia ist folgender (Fig. 40, Tafel 33/34): Aus dem Cardinalvenensinus, ungefähr in der Höhe des 9. Spinalnerven, entspringt die Vena subclavia. Sie

Fig 42

a p l

Fig 43

a p l

Fig 45

a s

v p m

a p m

Fig 44

a p l

a p m

Fig 46

Gust. [illegible] del.

läuft lateral- und ein wenig cranialwärts vor dem Schulterbogen und vor der A. subclavia, auch vor den diazonalen Nerven und den zwei obersten metazonalen Nerven. In der Ecke zwischen der Vena lateralis und dem Ductus Cuvieri mündet die Vene hinein. Während dieses Verlaufes hält sich die Vene vor dem Loche in dem Schulterbogen, wohindurch die diazonalen Nerven und die A. pterygialis ventralis verlaufen. Während des schrägen Verlaufes der V. subclavia gehen drei Venen ab, welche lateralwärts zur Einmündung in die V. lateralis verlaufen (Fig. 46).

In der V. subclavia findet man viele schlitzförmige Öffnungen für die einmündenden Venen. Ich finde vier solche, welche von der freien Flosse kommen. Eine kleinere Vene kommt durch das Loch der diazonalen Nerven. Medial davon findet man das grösste für die V. pterygialis medialis, neben dieser ein kleineres für dieselbe oft doppelte Vene. Mehr medialwärts, näher der dorsalen Spitze des Schulterbogens öffnet sich eine Vene, welche die oberflächlichen dorsalen Venen der Flosse aufnehmen. Noch mehr medialwärts ist die Öffnung von der dorsalen V. parietalis. Die V. lateralis öffnet sich in dem ventralen Teil der V. subclavia. Alle diese Öffnungen sind so beschaffen, dass sie bei einem Drucke von dem Innern der Vena subclavia sich schliessen. Injiziert man die V. subclavia von der V. lateralis oder V. parietalis dorsalis, so füllt sich die V. subclavia strotzend, wenn sie an beiden Enden unterbunden sind. Eine Füllung der Vv. pterygiales ist nur möglich durch bestimmte Bewegungen der Flosse oder der Rumpfwand. Ein vollständiges Füllen der Flossenvenen ist durch eine solche Injektion nicht möglich. Erst durch eine Einspritzung in die V. pterygialis oder in eine von den oberflächlichen Venen lässt sich die Injektion der eigentlichen Flossenvenen ausführen. Diese sind klappenlos und können darum durch eine Injektion gegen die Peripherie gefüllt werden.

Die Venen der freien Flosse sind oberflächlich und tief.

Jene bilden ausserordentlich stark entwickelte und schöne Netzwerke in der Haut und Unterhaut. Schon im Hornsaume findet man bei gelungenen Injektionen Venennetze. Diese setzen sich teils in ähnliche Netzwerke fort, welche über den Muskeln der Flosse belegen sind, teils fliesst das Blut durch grössere Äste, welche in dem Flossensaume belegen sind, nach den tiefen Venen. Man trifft drei oberflächliche Netze an. Ein feinmaschiges solches liegt in der Lederhaut; dann folgt ein Netz in der Unterhaut mit grösseren Maschen (Fig. 48, Taf. 37/38). Endlich findet man tiefer, am nächsten den Muskeln sehr regelmässige längslaufende Venen, welche oberflächlich zwischen den Radialmuskeln belegen sind und durch quere oder schräge Anastomosen verbunden sind. Der Hauptabfluss von diesen Netzen, welche sowohl dorsal wie ventral zu finden sind, geschieht durch zwei grössere kutane Hauptvenen: eine ventrale und eine dorsale. Die V. cutanea pterygii ventralis bildet die Fortsetzung einer tiefen bogenförmigen Vene, die im Gebiete der Knorpelstrahlen nicht weit von dem Flossensaume belegen ist. In dem medialen Teile ungefähr in der Höhe des 20. Strahles taucht sie aus der Tiefe heraus, läuft dann über den ventralen Muskel nur ein paar Millimeter von dessen medialem Rande weiter cranialwärts, legt sich dann an der Grenze zwischen der freien Flosse und der Rumpfwand an und verläuft hier cranialwärts. Höher oben taucht sie in die Tiefe und mündet in die V. subclavia ventralwärts von der Einmündung der V. pterygialis medialis ein. Während ihres Verlaufes nimmt sie Äste auf sowohl von den oben beschriebenen Netzen im Gebiete der Flosse, wie von solchen ähnlicher Art, welche in der Rumpfwand belegen sind. Die V. cutanea dorsalis pterygii (v. s. d. Fig. 48) nimmt ihren Ursprung in dem caudalen Teile der Achselhöhle von reichlich entwickelten kutanen Venen, welche teils innerhalb des abgeschnürten Teiles der Flosse belegen sind, teils in der

Haut der Achselfalte liegen. Sie hängt also auch mit dem caudalen Teile der V. pterygialis medialis zusammen. Dann verläuft sie dorsalwärts in der Achselhöhle und taucht endlich hinein zwischen den medialen Rand des dorsalen Muskels und die Rumpfwand. Sie verläuft also hier in ganz derselben Weise wie die V. cutanea pterygialis ventralis auf der ventralen Seite. Caudalwärts von dem Schulterbogen mündet sie in den dorsalen Teil der V. subclavia.

Die stärkeren oberflächlichen Venen bilden also einen offenen Ring rund um die Basis der Flosse, dessen beide Schenkel in die V. subclavia einmünden. Die Mitte dieses Ringes entspricht der Haut in dem Grund der Achselhöhle. Hier hängen sie auch mit den tiefen Venen zusammen.

Die tiefen Hauptvenen der Flosse verhalten sich ganz wie die Arterien, es sind deren zwei. Sie münden mit einem gemeinsamen Stücke in die V. subclavia einige Millimeter lateralwärts von der Stelle, wo die A. pterygialis medialis aus der A. subclavia entspringt. Ich nenne die Hauptvenen der Flosse die Vv. pterygialis medialis und lateralis.

Die V. pterygialis medialis liegt in der Achselhöhle medialwärts von den Basalia des Metapterygiums. Ihre topographische Lage zu der Umgebung geht am besten aus der Figur 45, Taf. 35/36 hervor. Hier übersieht man den ganzen Inhalt der Achselhöhle, indem aus der Rumpfwand ein ein paar Millimeter breites Stück herausgeschnitten ist. Man sieht, wie die ventralen Äste der diazonalen Nerven von der medialen Seite herkommen und lateralwärts verlaufen. Die V. pterygialis medialis entspringt aus Venen in dem caudalen Flossenabschnitte und steht auch in ihrem Anfangsteile in Verbindung mit den oberflächlichen Venen. Die Wand der Vene ist unzertrennlich mit der Knorpelhaut der Basalia des Metapterygiums verbunden. In ihrem distalen Teile liegt sie dicht an der A. pterygialis medialis. Weiter proximalwärts schlägt sie einen von

der Arterie divergierenden Verlauf ein, indem sie ventral von den drei obersten metazonalen Nerven und mehr lateralwärts im Verhältnis zu der Arterie verläuft. In dem distalen Teile ist die Vene oft in grösserer oder kleinerer Ausdehnung doppelt. Sie empfängt hier eine Vene, welche von der dorsalen Seite der Flosse kommt und nach einem caudalwärts gerichteten Verlaufe in die Vene einmündet.

Die V. pterygialis lateralis liegt im Gebiete der freien Flosse. Der Hauptstamm entsteht aus einer wahren Deltabildung, welche auf der ventralen Fläche ungefähr in der Mitte des Flossenskeletes im Gebiete der proximalen Teile der Strahlen, die an das Basale [1] des Metapterygiums angefügt sind, belegen ist. In diese Deltabildung münden die Vv. radiales in einer Weise, welche am besten aus der Fig. 47, Taf. 37/38 hervorgeht. Der Hauptstamm der V. pterygialis lateralis folgt genau der Grenze zwischen den Basalia des Meta- und Mesopterygiums. Die Vene ist hier in einer Rinne eingegraben, indem die dünne, nur endotheliale Wand auch hier unzertrennlich mit dem Perichondrium verbunden ist. Dasselbe gilt auch von dem peripheren Teile des tiefen Venennetzes. Es liegt dicht an dem Knorpelskelete, die Endothelhaut grenzt direkt an die Umgebung. Das vorher beschriebene Arteriennetz liegt oberflächlicher. Die A. pterygialis lateralis liegt ein paar Millimeter lateralwärts von der Vene im Gebiete des Basale mesopterygii. Oben scheiden sich die Wege der beiden Gefässe. Die Arterie kommt lateral an dem Gelenkfortsatze des Schulterbogens hervor. Die Vene zieht zur Einmündung in die V. pterygialis medialis medial von dem genannten Fortsatze.

Ohne Zweifel würden fortgesetzte, noch mehr gelungene Injektionsversuche als diejenigen, die ich ausführen konnte, viele descriptive Details in der Flossenvenen-Anatomie ans Licht bringen. Schon bei einer flüchtigen Untersuchung stösst man auf viele Fragen, deren Lösung noch nicht beendigt ist. Ich denke

z. B. an die Frage nach dem gegenseitigen Verhältnis zwischen den Venen und den Lymphgefässen der Selachier. Die mitgeteilten Untersuchungen sind aber nur vorgenommen, um die gröberen Verhältnisse der Arterien und Venen festzustellen, teils um eine Vergleichung zwischen den Selachiern und den höheren Tieren ausführen zu können, teils um die Grundlage für eine Untersuchung über die Entwickelung der Flossengefässe zu bilden. In beiden diesen Hinsichten genügt die mitgeteilte Untersuchung.

Vorläufige Mitteilung über die Entwickelung der Gefässe der Brustflosse bei Acanthias vulgaris.

Dies Thema ist so gut wie unbearbeitet. Man hat mit der grössten Genauigkeit die Entwickelungsprozesse des Skeletes, der Muskeln und Nerven verfolgt. Für die Entwickelung der Gefässe hat man im allgemeinen kein Wort.

Nur bei Mollier finden sich einige kurze, aber wichtige Bemerkungen. Die Gefässe sind ursprünglich segmental angeordnet und gehen mit stärkerer Konzentration basale quere Anastomosen ein. Nach Obliterierung des medialen Abschnittes derselben kommt es dann zur Bildung von Längsstämmen, welche in gleichmässigen Interstitien lateralwärts Zweige abgeben, die immer mit den Nervenästen verlaufen. Es werden weiter drei Hauptstämme beschrieben, welche resp. in dem vorderen, mittleren und hinteren Flossenabschnitte sich verästeln. Wie diese entstehen und wie sie sich zu den oben beschriebenen Gefässbildungen verhalten, ist mir nicht klar geworden.

Die Vernachlässigung der Gefässe ist, wie ich in meinen vorigen Arbeiten hervorgehoben habe, gar nicht berechtigt. Die Untersuchung ist allerdings schwierig. Hier in den Selachierflossen ist sie vielleicht schwieriger als bei den höheren

Tieren infolge der dünnen Wände der Selachiergefässe. Eine erfolgreiche Untersuchung fordert darum eine sehr gute Fixierung und Färbung.

Die Gefässe entstehen relativ ziemlich spät in der Flossenanlage. Erst bei Acanthiasembryonen von 18—20 mm Länge finde ich Gefässe, welche mit der Flossenanlage zu tun haben. Die Flossenanlage ist gut entwickelt und trägt in ihrem Rande eine sehr deutliche epitheliale Falte. In der Basis der Flosse befinden sich die von den Myotomen ganz abgeschnürten Knospen mit ihren zugehörigen Nerven. Die Knospen befinden sich eben im Begriff, in dorsale und ventrale Teile zu zerfallen. In diesem Stadium finde ich drei oder vier von der Aorta entspringende Arterien, welche in der Rumpfwand zwischen den Spinalnerven nach einer Stelle dorsal von der Flossenanlage verlaufen. Hier verbinden sie sich zu einem längslaufenden, parallel mit der Flossenbasis sich ausdehnenden Netze von indifferenter Beschaffenheit. Von diesem Netze, Plexus basilaris dorsalis, ziehen regelmässige auch segmentale Venen dorsalwärts und münden in die V. cardinalis hinein. Während ihres Verlaufes in der Rumpfwand kreuzen die Gefässe unter schrägem Winkel die Spinalnerven, indem die Gefässe zuerst ventral und dann dorsal belegen sind. Der Plexus basilaris dorsalis kommt also hinten und lateralwärts von den Nerven zu liegen.

Bei Embryonen von 23 mm Länge sind die Gefässe in der Basis der Flosse weiter nach vorne gezogen. Der Plexus basilaris dorsalis ist noch stärker und streckt sich über die ganze Länge der Flossenbasis. Nach ihm ziehen noch drei bis vier Segmentalarterien von der Aorta und verlaufen Venen wie früher zurück nach der Vena cardinalis. Was aber für dieses Stadium am charakteristischsten ist, das ist ein Gefässnetz, welches in der Flossenbasis belegen ist und das ich den Plexus axillaris benenne. Aus dem Plexus basilaris dorsalis

entspringen nämlich sehr regelmässige Äste, welche zwischen den Nervengabeln nach vorne verlaufen, um in einen sehr deutlichen Längsstamm einzumünden, welcher ebenfalls ventralwärts auf dem Übergange zwischen der freien Flosse und der Rumpfwand belegen ist. Ich nenne diesen Längsstamm Truncus basilaris ventralis. Noch finde ich keine Spur von Gefässen innerhalb der eigentlichen Flosse, trotzdem diese in der Entwickelung rasch fortgeschritten ist. Die Nutrition muss also vom Gefässnetze der Flossenbasis ausgehen, und in Übereinstimmung hiermit hat sich dies auch mächtig entfaltet. Beachtenswert ist die Regelmässigkeit des Netzes. Der langgestreckte Plexus basilaris dorsalis bildet einen netzigen Längsstamm, aus dem ganz regelmässige Äste entspringen. Diese verlaufen quer zwischen den Nerven und münden in den längslaufenden Truncus basilaris ventralis, welcher nach oben bis an die grossen Venen in der Nähe des Herzens zu verfolgen ist. Die Blutbahn geht also von der Aorta nach dem Plexus s. Truncus basilaris dorsalis, dann durch die segmental angeordneten queren Äste des Plexus axillaris und danach durch den Truncus basilaris ventralis nach den Venen zurück.

Erst bei Embryonen von 26 mm Länge finde ich Gefässe innerhalb der eigentlichen Flossenanlage. Die Differenzierung innerhalb dieser ist nun bedeutend fortgeschritten. Die Muskelanlagen sind nun in die Länge gezogen, an der Basis dicht aneinander gedrückt und durch feine Zellanastomosen miteinander verbunden. Zwischen denselben ist die erste Anlage des Skeletes in Form einer verdichteten Mesenchymplatte entstanden. Die ersten Gefässe innerhalb der Flosse verlaufen als feine Capillaren von den Querästen des Plexus axillaris sehr regelmässig zwischen den Nerven in das Flossenparenchym hinein. Zuerst voneinander völlig unabhängig, verbinden sie sich bald miteinander zu einem ventralen Gefässnetz, welches seinen Platz in der Flosse zwischen der Muskelschicht und

der Skeletanlage hat. Gleichzeitig hiermit bilden sich Längsstämme innerhalb des Plexus axillaris, indem die quergehenden Äste sich durch längslaufende, in der Richtung der Flossenbasis belegene Anastomosen verbinden. Aus diesen gehen die A. und V. pterygialis medialis hervor. In diesem Stadium haben auch die von der Aorta entspringenden Aa. subclaviae mit Ausnahme von einer sich zurückgebildet.

Während der weiteren Entwickelung schreitet die Entfaltung des im vorigen Stadium ziemlich einfach gebauten Netzes vor. Teils wächst es immer mehr distalwärts nach der Peripherie der Flossenanlage, teils differenziert es sich in einen oberflächlichen und einen tieferen, näher dem Skelete belegenen Teil. Aus jenem geht die A. pterygialis lateralis, aus diesem die V. pterygialis lateralis hervor.

Bei Embryonen von 30—32 mm Länge finde ich die Gefässe so entwickelt, dass sie dem bleibenden Zustande entsprechen. Durch die Vergleichung zwischen diesem Stadium und dem soeben beschriebenen geht hervor, dass die bleibende A. subclavia aus einem von den vier im Stadium 20 mm aus der Aorta entspringenden segmentalen Arterien und teilweise aus dem Plexus basilaris dorsalis hervorgeht. Die Fortsetzung der A. subclavia ventral nach der Herzgegend ist schon im Stadium 23 mm vorhanden. Aus den Längsstämmen des Plexus axillaris entstehen, wie schon erwähnt, die A. und V. pterygialis medialis. Reste von den queren Ästen des Plexus axillaris bilden die unter rechten Winkeln abgehenden Äste, welche teils medialwärts nach der Rumpfwand, teils lateralwärts nach der Flosse ziehen. Der Truncus basilaris ventralis bildet sich bei den Embryonen von 30 und 32 mm Länge zurück. Die A. und V. pterygialis lateralis gehen aus Längsstämmen in dem ventralen Gefässnetze hervor. Jene steht schon früh durch das Loch des Schulterbogens in Verbindung mit der A. subclavia. Die Vene mündet dagegen in die V. pterygialis medialis caudal-

wärts von dem Gelenkfortsatze des Schulterbogens. Die zahlreichen Äste der A. pterygialis lateralis, welche bei dem erwachsenen beschrieben sind, unter dem Namen der Aa. pterygiales radiales, gehen aus schönen Netzwerken hervor, die allmählich bei Embryonen von einer Länge zwischen 26 und 32 mm entstehen und gegen die Peripherie der Flossen auswachsen.

Das Hauptresultat der mitgeteilten Untersuchung ist folgendes: *Sowohl die A. subclavia wie die Gefässe der freien Flosse entstehen aus Netzwerken. Diese sind sehr regelmässig, sie bestehen nämlich teils aus Gliedern, welche zwischen den Nerven belegen sind, teils aus Längsstämmen, welche die quergehenden Gefässe miteinander verbinden und parallel mit der Längsachse des Körpers verlaufen.*

Allgemeiner Teil.

Das Hauptergebnis der mitgeteilten Untersuchung ist das, dass nach meiner Meinung unzweideutige Beweise von der segmentalen Natur der verschiedenen Bestandteile der Flossen geliefert sind. Die Flosse ist ihrer Natur gemäss ein horizontaler Fortsatz der Rumpfwand, welcher einer grösseren oder kleineren Anzahl der Körpermetameren entspricht. Die Grundform der Extremität ist eine fächerartige Figur, deren Strahlen aber nicht wie in dem gewöhnlichen Fächer der Damen nach einem Punkte zusammenlaufen, denn sie gehen von einer längeren Strecke aus. Diese Strecke ist die an den Rumpf

angegliederte Extremitätenbasis. Innerhalb des Fächers folgen die Muskeln, Nerven und Skeletstrahlen in regelmässiger Folge und Wiederholung des Inhalts der Metameren. Nur die Gefässe weichen auf den ersten Blick vollständig von einer segmentalen Anordnung ab. Ich komme später auf diese Frage zurück. Meine anatomischen Resultate stimmen also genau mit der Ansicht über die Natur der Flosse, welche durch die entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen von Dohrn, C. Rabl und Mollier dargetan wird. Dagegen stehen sie in einem direkten Widerspruch zu den Ergebnissen der Untersuchungen, welche aus Gegenbaurs Schule hervorgegangen sind. Es wird darum notwendig, in dem folgenden auf diese Untersuchungen kritisch einzugehen.

Dass die Nerven der Flosse als Fortsetzungen der Spinalnerven eine strenge segmentale Anordnung zeigen, darüber kann kein Zweifel bestehen. Jeder, welcher meine Osmiumfärbungen gesehen hat, kann dies bestätigen. Die Hauptnerven der Flosse, die Nn. pterygiales, sind direkte Fortsetzungen der Spinalnerven. Sie folgen wie diese in regelmässiger Entfernung voneinander. Nach einem gewissen Verlaufe teilt jeder Nerv sich spitzwinklig in zwei Äste, welche dann weiter verlaufen und bis in den Flossensaum zu verfolgen sind. Hier teilt er sich in Äste, welche sich miteinander zu einem sensiblen Netze verbinden. Die Hauptsache in dieser Beschreibung ist also die, dass die Pterygialnerven ihre Individualität während ihres ganzen Verlaufes besitzen. Hierbei verbinden sie sich durch Anastomosen miteinander. Vom allgemeinen Gesichtspunkte ist es also ganz richtig, dass die Flossennerven ein Netz bilden. Aber ganz fehlerhaft ist es zu sagen, dass sie sich in ein Netz von indifferenter Art und regelloser Beschaffenheit auflösen. Das „Netz“ der Pterygialnerven kann nämlich in verschiedenen Teilen analysiert werden. Zuerst haben wir die starken, deutlichen, individuell selbständigen Nn. pterygiales, welche während

ihres Verlaufes ständig kürzere Äste abgeben. Weiter kann man das von mir so genannte Grundnetz unterscheiden. Es hat ein besonderes Gepräge und besteht aus feinen Fäden, welche runde oder eckige Maschen begrenzen. Ihre Ähnlichkeit mit dem subkutanen Netz bei Raja macht die Annahme berechtigt, dass es seiner Natur nach sensibel ist. Eine Aufgabe der Zukunft ist es, seine Entwickelung zu erforschen. Entsteht es im Zusammenhang mit den mit den Myotomen einwandernden motorischen Nerven, oder entwickelt es sich unabhängig von diesen? Die anatomische Verschiedenheit, welche zwischen den Nn. pterygiales, die mit den Myotomen hineinwachsen, und dem genannten Netze herrscht, macht es berechtigt, die Frage aufzustellen.

Ein zweiter Teil der Anastomosen zwischen den Flossennerven gehört zu den Nervi intermittentes. Hierunter verstehe ich die Nerven, welche zwischen den Hauptnerven verlaufen. Ich habe schon in dem descriptiven Teile hervorgehoben, dass sie mit der grössten Wahrscheinlichkeit zu dem Myotomspross gehören, welcher nicht mit dem dazu gehörenden Nerven zusammenhängt. Die betreffenden Nerven entstehen durch eine spitzwinkelige Vereinigung von feinen Faserbündeln, welche von den Hauptnerven abgegeben werden, zwischen denen der N. intermittens verläuft. Nun zieht der Nerv weiter in der Mitte des zugehörigen Radialmuskels und nimmt hierbei fortwährend feine Anastomosen von den genannten Nerven auf. Eine Menge von den zahlreichen Anastomosen gehört zu dieser Kategorie. Die grossen Nn. pterygiales gehören jedem zweiten M. radialis an. Die zwischenliegenden Muskeln werden nun von den beiden nächsten Nn. pterygiales, sowohl von dem rostralen wie von dem caudalen, innerviert. Dies ist besonders deutlich in dem dorsalen Muskel bei Raja, wo die Nn. intermittentes sehr schön entwickelt sind.

Es sind nun bloss die starken, in der Basis der Flosse

belegenen Anastomosen noch übrig. Ich finde diese besonders regelmässig und stark entwickelt in dem rostralen und caudalen Teile der Flosse. Über deren Natur bin ich nicht völlig im klaren. Nur durch entwickelungsgeschichtliche und physiologische Untersuchungen wird es möglich sein, mit Bestimmtheit über die Natur dieser Anastomosen zu entscheiden. Ich komme später auf dieses Thema zurück. Dass sie teilweise von derselben Natur wie die vorhergehenden sind, davon bin ich überzeugt, d. h. es kommen Nervenfasern von sowohl dem cranialen, wie von dem caudalen N. pterygialis, laufen zusammen und gehen zur Innervation des zwischenliegenden M. radialis über. Daneben findet man, dass Faserbündel von dem einen N. pterygialis nach dem anderen hinüberziehen. Aber auch in diesem Falle liegt kein Beweis gegen die metamere Natur der Flossennerven vor, denn solche Anastomosen sind auch zwischen den Spinalnerven zu finden. So schreibt Braus (S. 380, Innervation der paarigen Extremitäten etc.): „Bei höheren Haien (Carchariiden, Zygaena, Rochen) finden sich oft zahlreiche Anastomosen benachbarter Intercostalnerven, welche die Stämme auf kürzere oder längere Strecken vereinigen.“ Ich verweise in dieser Hinsicht auf die Fig. 32, Taf. 29/30, wo man deutliche Anastomosen zwischen den Spinalnerven findet.

Die Verschiedenheit zwischen der Mitte und den beiden Enden der Flosse bezüglich der Anastomosen ist beachtenswert. Sie spricht für eine Concentrierung der Flossenteile und gegen die Wanderungshypothese. Ich komme näher auf diese Frage in einem folgenden Teil, welcher meine embryologischen Untersuchungen enthalten wird.

Man darf sich also nicht vorstellen, dass das motorische Zellenmaterial der Flosse ganz ohne Ordnung in einen Topf geworfen ist. Ebenso regelmässig wie die grossen Flossennerven nacheinander folgen, ebenso regelmässig müssen die

Fig. 47



Fig. 48



Fig. 49



Fig. 55

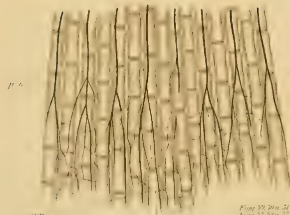


Fig. 51

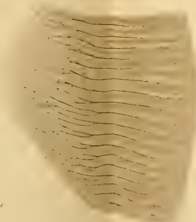
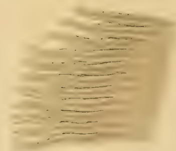


Fig. 50



Figg. 49, 50 u. 51 Ester Johansson del.
Figg. 47, 48 u. 55 Gust. Wennman del.

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.

Kgl. Universitätsdruckerei H. Stürtz A. G. Würzburg.

Muskeln in cranio-caudaler Richtung innerviert werden. Das Innervationsgebiet eines jeden Nerven umfasst in dem regelmässigsten Teile in der Mitte der Flosse einen ganzen Radialmuskel plus einen halben cranialwärts von diesem und einen halben caudalwärts von diesem belegenen Radialmuskel. Innerhalb dieses Gebietes, welches dem Skeletgebiete genau entspricht, wie es in dem speciellen Teile ausführlich abgehandelt ist, kann die Lage des Nerven wechseln. An den beiden Enden der Flosse ist es sehr wahrscheinlich, dass die Nerven über grössere Gebiete sich verteilen, aber diese Ausnahmen heben nicht die allgemeine Regel auf.

Aus dem nun Mitgeteilten geht hervor, dass eine bedeutende Differenz zwischen den Ergebnissen von Braus und den meinigen besteht. Nach Braus bilden die Pterygialnerven komplizierte und unregelmässige Geflechte, dadurch entstanden, dass die Zellen der Myotomknospen von dem einen nach dem anderen übergewandert sind. „In diesen Netzen," schreibt er, „überkreuzen sich die Elemente der einzelnen Metameren ganz ausserordentlich." Nach meinen Präparaten zu urteilen, behalten die Pterygialnerven ihre Selbständigkeit bis zu Ende. Die Muskeln werden in regelmässiger Folge von den in cranio-caudaler Richtung folgenden Nerven innerviert, wobei die einzige Komplikation darin besteht, dass der eine von den secundären Myotomen sowohl von dem cranialen wie von dem caudalen Nerven innerviert wird und feine Anastomosen zwischen den segmentalen Nerven bestehen.

Die Differenz zwischen den Brausschen Resultaten und den meinigen liegt ohne Zweifel in den angewandten Methoden. Die von mir gebrauchte Methode gestattet eine viel grössere und leichtere Übersicht über die Innervation der Flosse als die Präparationsmethode von Braus. Dies zugestanden könnte man aber von der anderen Seite bemerken, dass die Macerationsmethode, die ich gebraucht habe, die Anastomosen entfernt

und also den Netzcharakter verändert. Dies ist zwar bei einem sehr rohen Verfahren möglich. Wenn man aber methodisch und vorsichtig verfährt und die Maceration mit Essigsäure weder zu viel noch zu wenig wirken lässt, dann kann man sicher sein, vollständige Färbungen zu erhalten. Ich gedenke hierbei z. B. der Präparate, welche den Figg. 49, 51, Taf. 37/38 zugrunde liegen. Dass meine Methode auch Netze darstellen kann, geht aus denselben sehr deutlich hervor. Man muss natürlich streng unterscheiden zwischen Netzen, wo die Nerven sich auflösen, sich miteinander verbinden und ihre Individualität verlieren, und solche Zustände, wo die deutlichen und bestimmt gelagerten Nerven einfache Verbindungsäste zueinander senden. Beispiele der ersten Art sind die oberflächlichen subkutanen Netze bei Raja und die tiefen Grundnetze, welche direkt auf das Flossenskelet gelagert sind. Ein anderes schönes Beispiel bildet das Netz, welches in dem ventralen Teil der Rumpfwand belegen ist und durch eine Auflösung der metameren Spinalganglien zustande kommt. Durch meine Methode dargestellt gestaltet es sich so, wie Fig. 31, Taf. 29/30 zeigt. Hier liegt ein gutes Beispiel vor, wo metamer angeordnete Nerven in ein indifferentes Netz übergehen. So etwas findet aber nicht in der Flosse statt. Ein Vergleich zwischen den betreffenden Figuren lehrt dies ohne weiteres.

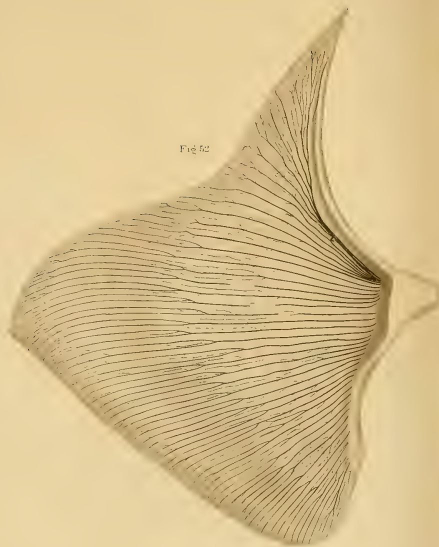
Die Hauptsache in der Anatomie der Flossennerven ist nicht die, dass sie Netze bilden. Jeder Pterygialnerv ist die Fortsetzung eines Spinalnerven. Das Charakteristische der Pterygialnerven ist ihre regelmässige Verästelung und ihre topographische Anordnung im Verhältnis zu den Strahlen. Beide diese Eigenschaften sind Braus entgangen. Ebensowohl wie wir in der menschlichen Anatomie die Nn. medianus, ulnaris, radialis usw. jeden für sich, ihre Verästelung und Lage zu der Umgebung beschreiben, so kann man jeden Pterygialnerv in ganz derselben Weise beschreiben.

In einem beachtenswerten Aufsatze hat Goodrich die Innervation der Radialmuskeln der Selachierflosse auf Grund von embryologischen Untersuchungen behandelt. Er hegt auch die Ansicht, dass die Nerven unregelmässige Plexus in der Flosse bilden. „Most of the nerves to the paired fins pass directly to the fin-lare; but as soon as they reach it they become joined together by a complicated system of connecting nerves, even before they enter the muscles. When they reach the latter, they become involved in such a complex network, that it becomes impossible to determine for certain whither the nerve-fibres lead.“

Dies ist nicht richtig. Die mitgeteilten Resultate beruhen auf einer unvollständigen Methode. In dieser Abhandlung habe ich gezeigt, dass man auch mit einer anatomischen Präparationsmethode eine Analyse der Flossennerven machen kann. Es ist nun von grossem Interesse, dass Goodrich auf experimentellem Wege zu einer Auffassung gekommen ist, welche sich mit meinen Resultaten sehr gut vereinigen lässt. Er hat nämlich die Nerven von Raja elektrisch gereizt in der Absicht zu untersuchen, ob die Muskeln von mehreren Nerven innerviert werden. Mit absoluter Gewissheit konnte er dabei zeigen, dass die Reizung eines Nerven nicht eine allgemeine Kontraktion der Muskeln bewirkt, sondern nur eine beschränkte, entsprechend der Lage der Nerven. Die nahe Lage zwischen den Muskeln machte es schwierig zu beurteilen, ob die Kontraktion nur auf zwei Radialmuskeln beschränkt ist, dagegen ist es sicher, dass nicht mehrere Muskeln bei Reizung eines Nerven kontrahiert werden. Nach meiner anatomischen Untersuchung ist es auch nicht zu erwarten, dass zwei Radialmuskeln von einem Nerven gereizt werden können. Man sollte vielmehr erwarten, dass es ein Radialmuskel nebst dem halben cranialen und dem halben caudalen Nachbarn ist, welcher nach der Reizung eines Nerven mit diesem kontrahiert wird. Vielleicht war dies auch der Fall in den Versuchen von Goodrich.

Aus seinen physiologischen Resultaten zieht Goodrich den berechtigten Schluss, dass die Nerven der paarigen Flossen ihre ursprüngliche Metamerie behalten haben. Die unregelmässigen Netze in der Flosse sollten nach ihm so erklärt werden, dass die sensiblen Nerven Netze bilden und diese die motorischen Nerven verbergen. Der erste Punkt ist vielleicht richtig. Ich habe ja bei der oben gegebenen Analyse ein Grundnetz ausgeschaltet, welches sicher von ganz anderem Aussehen als die übrigen Flossennerven ist und vielleicht auch eine andere Funktion besitzt. Unrichtig ist es aber, wie schon bemerkt, dass das Netz das regelmässige Nacheinanderfolgen der Flossennerven verbirgt. Ich verweise in dieser Hinsicht noch einmal auf die zahlreichen Figuren, welche meine Befunde illustrieren.

Für die Ansicht, dass das Flossenmuskel-Material der Selachier bedeutende Verschiebungen während seiner Entstehung durchlaufen hat, scheinen nun embryologische Erfahrungen bestimmt zu sprechen. Nach Mollier gehen die vorher ganz getrennten Muskelknospen in einem gewissen Stadium der Ontogenese Verbindungen an den Basen miteinander ein, und längs diesen sollen Muskelbildungszellen von der einen Knospe zu der anderen überwandern. Auf diese Weise soll die vorherige Metamerie aufgehoben werden. Die Muskelanlagen sollen von nun an nicht haploneur, sondern polyneur sein. Braus hat diese Beobachtung weiter ausgenutzt, und — nach seinen Figuren zu urteilen — würden nicht nur die angrenzenden Muskelanlagen Zellen tauschen, sondern es würde eine bedeutende Verschiebung des Muskelmateriales stattfinden, so dass jeder Nerv eine Menge von Radialmuskeln versorgt. Mit Recht opponiert Goodrich gegen eine solche Anschauung. Er findet, dass jede Muskelknospe Urheber zu einem Radialmuskel wird. Die Zellbrücken, welche er wie Mollier und Braus zwischen den Basalteilen der Muskel-





Ester Johansson del

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden

Kgl. Universitätsdruckerei H. Stürtz A. G. Würzburg

knospen findet, deutet er als den Ursprung des Nervenplexus, was auch er in der Flossenbasis gefunden hat. Er stützt sich hierbei darauf, dass die Radialmuskeln sowohl im ausgewachsenen Zustande wie bei älteren Embryonen voneinander streng geschieden und durch keine Muskelbrücken verbunden sind. An den Stellen der früheren Zellverbindungen findet er nur die Nerven.

Meine Untersuchungen über dies schwierige Thema sind noch nicht abgeschlossen. Soviel muss aber bemerkt werden, dass die breiten Anastomosen vor allem dadurch vorgetäuscht werden, dass in der Basis der Flosse die Muskelanlagen sehr dicht aneinander gepresst werden. Dass ein wirkliches Übertreten von Muskelmaterial von der einen Anlage zu der anderen stattfindet, hat noch niemand überzeugend bewiesen. Doch ist es ganz richtig, dass feine Anastomosen zwischen den Muskelanlagen zu finden sind, aber nicht nur in der Basis der Flosse, sondern auch weiter distalwärts. Sie treten als feine protoplasmatische und kernhaltige Bündel hervor, welche von einer Muskelanlage nach der anderen verlaufen. Was diese Anastomosen bedeuten, ist mir noch nicht klar. Vielleicht sind gewisse von ihnen so zu deuten, dass sie Umlagerungen von Muskelmaterial entsprechen, doch ist es nicht ausgeschlossen, dass sie eine andere Bedeutung haben können, und zwar für die Innervation der distalen Muskelknospen, eine Frage, welche für die Innervationsverhältnisse der Flossen von der grössten Bedeutung ist. Die Angaben in der Literatur hierüber sind folgende.

Nach Mollier stehen nach der Teilung der Myotome in proximale und distale nur die proximalen Muskelknospen mit den betreffenden Spinalnerven in Verbindung. „Es gelang mir,“ sagt er, „auch bei dieser Horizontalschnittserie nicht, die Nerven für die distalen Knospen nachzuweisen.“ Nun folgt die Bildung der secundären Myotome. Dies wird eingeleitet

durch die Teilung des im Zusammenhang mit dem proximalen Myotome stehenden Nerven, indem dieser sich in einen ventralen und dorsalen Nerv spaltet. „In diesem Stadium glaubte ich auch erkennen zu können, wie von jenem Abschnitte des Spinalnerven, welcher in der Knospenhöhlung verläuft, kurz vor seiner Teilung in einen dorsalen und ventralen Ast ein feiner Zweig zur distalen Knospe desselben Somiten zieht. Eine weitere Teilung in zwei Äste sah ich nicht.“ So bei Torpedo. Die gleichen Vorgänge mit Hinsicht auf die Myotombildung beobachtete er auch bei Mustelus und Pristiurus. Über die Nerven der distalen Knospen heisst es: „Die Innervation der distalen secundären Knospen konnte ich weder bei Pristiurus noch Mustelus auffinden; auch bei Dohrn findet sich hierüber keine Angabe.“

Nach den Angaben dieses fein und genau beobachtenden Forschers muss also ein bestimmter Unterschied zwischen der Innervation der proximalen und distalen Myotomknospen vorhanden sein. Mit jenen hängen die Nerven von Anfang an zusammen, auch die charakteristische Nervengabel liegt im Bereiche dieser Knospen. Von den distalen Myotomen berichtet er nun, dass er glaubt, einen feinen Nervenfaden zu ihnen zu finden bei Torpedo, bei Mustelus und Pristiurus sieht er nichts.

Die Beschreibungen von Braus lauten teilweise ganz anders. In dem jüngsten Stadium nach Trennung der Primärknospen von den Muttermyotomen vermisste auch er wie Rabl und Mollier einen deutlichen Nervenast für die caudalen Knospen. In demselben Stadium wie Mollier findet er bei Spinax zuerst die Nervenäste zur caudalen Knospe und — nach den Bildern zu urteilen — hat Braus ein Stadium gefunden, wo jeder seriale Nerv sich in zwei gleich starke Äste teilt, resp. für den cranialen und caudalen Myotom. So z. B. in Fig. 2, Taf. 21. Hier sieht man, wie jeder Segmental-

nerv sich gabelförmig in zwei gleich starke Äste für die durch Teilung entstandenen Muskelknospen teilt, und dies wird auch im Texte direkt gesagt. Auf der S. 542 heisst es nämlich: „Im frühesten Stadium nach der Ablösung der Knospen werden alle von je einem Nervenast und je zwei nebeneinander liegenden Knospen von zwei Ästen desselben serialen Nerven versorgt." Zur Zeit der Umwandlung der Knospen in Mm. radiales verändern sich nun die Verhältnisse. Es heisst darüber: „Es geht jetzt nicht mehr ein Nerv mit zwei Ästen an zwei nebeneinander liegende Muskelanlagen, sondern feine Nervenfädchen begeben sich auch an die diesen vorangehenden und auf sie folgenden Mm. radiales. Da alle Nerven sich in gleicher Weise entwickeln, so überkreuzen sich die Nervengebiete. Es entsteht ein ausserordentlich dichtes Gewirr von Nervenfasern, welches sich immer mehr verfilzt, je stärker die Überkreuzungen der Nervenfädchen sich ausbilden." In Übereinstimmung mit dieser Beschreibung sieht man in der Fig. 3, Taf. 21, wie die Nerven am Anfange der Myotomknospen in ein dichtes Geflecht von groben Bündeln aufgehen.

Ich besitze zahlreiche Serien von Acanthias-Embryonen von einer Länge von 12—38 cm, in denen die Entwickelung der Flossenbestandteile von dem ersten Anfange bis zu einem Zustande, welcher mit dem ausgewachsenen übereinstimmt, gut verfolgt werden kann. Die Nerven treten mit ausserordentlicher Deutlichkeit hervor. Ich habe aber niemals solche Bilder gesehen, wie Braus in den Figg. 2 und 3 der Tafel 21 gezeichnet hat. In keinem Stadium finde ich einen Zustand, wo die serialen Nerven in zwei gleich starke Äste für zwei Tochtermyotomknospen sich spalten. In keinem Stadium finde ich eine solche Netzbildung der serialen Nerven, wie sie in der Figur 3, Tafel 21 dargestellt ist.

Ebenso wie Mollier finde ich in den ersten Stadien keine nachweisbaren Nervenäste zu den distalen Myotomen.

Dieser Zustand dauert noch bei Embryonen von 26 cm Länge fort. Die Myotomknospen sind kräftig entfaltet und liegen als langgestreckte Schläuche unter der Epidermis. Die Nerven bilden starke Stämme, teilen sich in ventrale und dorsale Äste und können lange Strecken längs ihren zugehörigen Myotomen verfolgt werden. Bei jeder zweiten Myotomknospe fehlt jegliche Spur von Nervenästen. Erst bei den Embryonen von 27 mm Länge finde ich solche, aber diese sind sehr fein und in keiner Weise dadurch entstanden, dass ein Spinalnerv sich in zwei gleiche Äste spaltet. Bei den Embryonen von 30 cm liegen die Verhältnisse noch deutlicher vor. In diesem Stadium kann man die Nn. pterygiales sehr leicht bis in den Flossensaum verfolgen. Ihre charakteristische periphere spitzwinklige Teilung ist auch vorhanden. Die Innervation der zwischenliegenden, vorher nervenfreien Myotome lässt sich nun finden. Sie wird besorgt durch zahlreiche feine Äste, welche sowohl aus dem nächstliegenden rostralen wie aus dem caudalen Hauptnerven während ihres langen Verlaufes entspringen und hie und da die deutliche Gestalt von den feinen, in dem makroskopischen Teile beschriebenen Nn. intermittentes besitzen.

Der selbständige Verlauf der von den Spinalnerven kommenden Flossennerven, welcher sich also auch in den frühesten Stadien kundgibt, ist ein sehr wichtiges Zeichen für diese und bildet ein Unterscheidungsmerkmal von den peripheren Extremitätennerven der höheren Vertebraten, von Ceratodus bis zum Menschen. Bei diesen zeigen die Extremitätennerven nur proximal ihre segmentale Natur. In der Geflechtbildung, welche wir Plexus brachialis nennen, verlieren sie dieses Merkmal. Der Plexus brachialis ist durch drei Eigenschaften charakterisiert: 1. durch seine Lage in der Basis der Extremität, 2. durch die Teilung der segmentalen Nerven in ventrale und dorsale Portionen, 3. durch Bildung von Längsstämmen, welche in der Längsrichtung der Extremität verlaufen und Fasern

von verschiedenen Segmenten enthalten. Man fragt sich jetzt: Ist eine hiermit homologe Plexusbildung bei den Selachiern vorhanden? Die Antwort hierauf wird wenigstens teilweise verneinend. Freilich findet man auch bei den Flossennerven eine Teilung in ventrale und dorsale Äste, und diese Teilungsstellen, die sehr charakteristischen Nervengabeln, liegen auch in der Basis der Flossen. Das für den Plexus brachialis charakteristischste Zeichen, die Längsstammbildung, durch welche die Segmentalnatur der in den Plexus eingehenden Nerven aufgehoben wird, fehlt aber den Selachiern. Denn, wie schon erwähnt, die Flossennerven behalten ihre segmentale Natur bis zu Ende bei. Ein Plexus brachialis ist nicht gebildet. Die Nervengabeln stehen in weiten Entfernungen voneinander und haben noch nicht durch Concentrierung die nahe Lage zueinander gewonnen, die sie bei den höheren Tieren besitzen.

Einer von den für die Extremitätentheorien allerwichtigsten Punkten in der Arbeit von Braus ist der Nachweis des präaxialen und postaxialen Nervenplexus bei den Selachiern. Unter dem Plexus medialis s. postaxialis werden feine Verbindungsäste zwischen den einzelnen metameren Nerven bezeichnet, welche dicht am medialen Rande des Metapterygiums liegen. Als Plexus lateralis s. praeaxialis werden viele netzförmige Verbindungen beschrieben, welche um so zahlreicher werden, je weiter sich die Nerven vom lateralen Rande des Metapterygiums entfernen. Diese Plexus erhalten nun eine besondere Bedeutung, weil sie mit speciellen Nerven der Ceratodusflosse homologisiert werden. Bei Ceratodus findet Braus innerhalb der Extremität Geflechte, welche besonders dicht zu beiden Seiten der Skeletachse angeordnet und dort in der Längsrichtung proximo-distalwärts verlaufen. Mit diesen Längsstämmen von Ceratodus werden nun die genannten prä- und postaxialen Geflechte von Acanthias direkt homologisiert. Dies geht am besten durch das Studium von Braus' Figg. 15a

und b in der Abhandlung über Ceratodus hervor. Man sieht die Gegenbaursche Achse sowohl bei Ceratodus wie bei Acanthias als eine gestrichelte Linie gezogen und auf beiden Seiten hiervon ein Nervengeflecht, welches bei den verschiedenen Tieren eine gewisse Ähnlichkeit hat.

Diese Homologisierung ist von der grössten Bedeutung, denn sie bestätigt auf dem neurologischen Gebiete die Auffassung von den gegenseitigen Beziehungen zwischen dem uniserialen und biserialen Archipterygium, zu welcher Gegenbaur durch seine Skeletuntersuchungen gekommen ist.

Die Berechtigung dieser Homologisierung muss ich auf Grund meiner Untersuchungen auf das entschiedenste bestreiten.

Zuerst muss bemerkt werden, dass das Bild, das Braus in Fig. 15 b über die Flossennerven des Acanthias gibt, nicht den tatsächlichen Verhältnissen entspricht. Es muss vielmehr als ein Phantasieprodukt bezeichnet werden. Einen solchen Plexus postaxialis findet man bei Acanthias niemals. In der Fig. 37, Taf. 31/32 sieht man, wie die tatsächlichen Verhältnisse sich darbieten. Man beobachtet, dass die ventralen Äste der drei letzten Pterygialnerven durch quer- oder schräggehende Anastomosen verbunden sind. Von einem solchen Längsstamm, wie ihn Braus in der genannten Figur zeichnet caudalwärts von den Pterygialnerven im Gebiete der medialen Strahlen, findet man keine Spur. Die Nervenverhältnisse in diesem Gebiete habe ich genau untersucht und in dem descriptiven Teile beschrieben. In der mehrerwähnten Figur lässt Braus den letzten Pterygialnerv im Gebiete der lateralen Strahlen endigen. Dies ist fehlerhaft. Dieser Nerv verläuft, nachdem er die Anastomose von dem vorigen aufgenommen hat, konstant medialwärts von dem Basale[2] und verteilt sich dann mit seinen Ästen über das dreieckige Stück, welches die medialen Strahlen bilden. Ebensowenig existiert ein Plexus praeaxialis im Sinne von Braus. Er lässt nämlich in der

besprochenen Figur die Nerven in ein Netz übergehen, welches lateral vom Metapterygium belegen ist. So etwas besteht nicht. Die Figg. 29/30, Taf. 31/32 zeigen das wirkliche Verhältnis. Hier findet man ja diese ausserordentlich feinen, zahlreichen Anastomosen, welche das tiefe Grundnetz der Selachierflosse bilden, aber weder findet eine Auflösung der groben, distinkten, bestimmt gelagerten Flossennerven statt, noch sind die Anastomosen so gelagert, dass ein vom Metapterygium lateral belegener Längsstamm gebildet wird. Bemerkenswert ist auch, dass Braus in seiner ersten Abhandlung die Gegenwart dieser Längsstämme in der Brustflosse der Selachier direkt vermisst. Er sagt nämlich hier (S. 382): „Bei der Brustflosse sind diese „Längsstämme“ entweder gar nicht vorhanden, oder sie sind im Entstehen begriffen.“ Die Vergleichung zwischen den Flossennerven des Ceratodus und des Acanthias muss darum in ganz anderer Weise ausgeführt werden.

Ich habe Gelegenheit gehabt, einige Ceratodusflossen zu präparieren. Wie Braus (S. 302, Innervation der paarigen Extremitäten bei Selachiern) finde ich bei der Ceratodusflosse, dass sämtliche Rami pterygiales zu einem einheitlichen Plexus brachialis verwebt sind, welcher von ganz derselben Art wie bei den höheren Wirbeltieren ist und an den Nervengabeln und in der Flossenbasis belegen ist. Bei Selachiern treten die Nerven caudal vom Schultergürtel selbständig zur Extremität und sind dann als solche bis zur Peripherie verfolgbar. Die Längsstämme von Ceratodus sind darum von ganz anderer Art als die Anastomosen, welche Braus als Plexus prae- und postaxialis bei Acanthias auffasst. Jene sind durch Concentration von Segmentalnerven entstanden. Diese sind einfache, nicht bestimmt gelagerte Anastomosen, welche Fasern von dem einen Segmentalnerv nach dem anderen überführen. Die Flossennerven von Ceratodus und Acanthias zeigen eine ganz prinzipiell verschiedene Anordnung. Die Flossen-

nerven des Acanthias sind direkte Fortsetzungen der segmentalen Spinalnerven, welche trotz der Anastomosen ihre Individualität beibehalten haben. Die zwei Längsstämme des Ceratodus sind von ganz derselben Natur wie die als N. medianus, ulnaris und radialis bei den höheren Wirbeltieren bezeichneten Nerven, d. h. sie sind gebildet durch mehrere Segmentalnerven, welche in der Längsrichtung aneinander liegen. Will man den Ceratoduszustand aus der Selachierflosse hervorbringen, so muss man den Fächer, welchen die Selachierflosse bildet, so zusammenschieben, dass die rostralen Nerven zu einem Längsstamm zusammentreten und die caudalen Nerven zu einem anderen. Dann erhält man die symmetrische Anordnung der Bestandteile der Ceratodusflosse, d. h. eine in der Mitte verlaufende Achse und auf jeder Seite von diesen einen Längsstamm.

Dass auch das Skelet eine deutliche Metamerie besitzt, welche zu der Körperwandmetamerie in der nächsten Beziehung steht, halte ich durch die oben mitgeteilte anatomische Untersuchung für bewiesen. Ich behaupte sogar, dass die Flossenstrahlen ein ebenso regelmässiges Verhältnis zu den Körpersegmenten zeigen wie die Wirbel. Der morphologische Charakter der Wirbel wird von ihren Verhältnissen zu den Spinalnerven entschieden. Nun sind die Flossennerven einfache und selbständige Fortsetzungen der Spinalnerven. Sind nun bestimmte, immer wiederkehrende Verhältnisse zwischen den Flossennerven und den Strahlen zu finden, so sind natürlich auch die Strahlen metamer. Ich werde nun die im vorhergehenden gemachten Angaben über die Beziehungen zwischen den Strahlen zusammenfassen und weiter ausführen.

Jeder Flossennerv hat eine bestimmt topographische Lage zu einem bestimmten Strahle.

Bei Raja findet man in dieser Hinsicht eine fast mathematische Regelmässigkeit. Jeder Nerv (Fig. 54, Taf. 41/42) verläuft längs seinem zugehörenden Strahl, entweder auf dessen Mitte oder längs dessen Rand. Dann spaltet er sich spitzwinkelig in zwei divergierende Äste, welche längs den Rändern des zugehörigen Strahles verlaufen. Diese divergierenden Äste umfassen also den Strahl, zu dem der Nerv gehört. In diesem Charakter besitzt man ein ausgezeichnetes Mittel, um zu entscheiden, welcher Strahl zu dem betreffenden Nerven gehört. Man findet also ganz regelmässig in der Rajaflosse jeden zweiten Strahl mit einem Nerven, wie wieder jeder zweite ohne einen solchen ist. Im Gebiete dieses letzteren findet man den dünnen N. intermittens. Nur in dem caudalen Abschnitte der Flosse findet man eine Ausnahme von dieser Regel. Der letzte Flossennerv verteilt sich, wie die Tabelle S. 520 und 521 zeigt, über mehrere Strahlen. In dem übrigen Teile der Flosse ist die Regelmässigkeit so konstant, dass man nach der Zählung der Strahlen einen ganz bestimmten Nerv aufsuchen kann. Die Nervenstrahlen entsprechen in gewissen Flossen den ungeraden Strahlen, in anderen den geraden.

Nun gehört zu jedem mit Nerv versehenen Strahl ein Radialmuskel. Die zwischenliegenden Strahlen besitzen einen von zwei Pterygialnerven innervierten Radialmuskel. Zu jedem Pterygialnerv gehört also ein ganzer Strahl nebst seinem Radialmuskel plus zwei halben Strahlen mit ihrem zugehörigen Radialmuskel. Ein Flossennerv, ein und zwei halbe Strahlen, ein und zwei halbe Radialmuskel bilden also zusammen die Segmente, in die auf Grund der Innervation die Rajaflosse in ihrem grössten Teile eingeteilt werden kann. Da nun jeder von den genannten Flossennerven eine direkte Fortsetzung von den Spinalnerven ist, so ist es ohne weiteres klar, dass die Brustflosse der Raja in allen ihren oben genannten Bestandteilen ebenso streng metamer gebaut ist wie die Rumpfwand.

Bei Acanthias herrscht zwar im Prinzip dasselbe Verhältnis wie bei Raja. Auch hier teilt jeder Flossennerv sich in zwei spitzwinkelig divergierende Äste, von welchen jeder zweite Strahl einen umfasst. Doch findet man hier nicht dieselbe konstante Regelmässigkeit wie bei Raja. In dem speciellen Teil habe ich dargelegt, dass man Flossen finden kann, wo die Flossennerven ganz ähnliche Verteilung darbieten wie bei Raja. Es sind dies die Flossen Figg. 33—36), deren Nerven die oben beschriebenen charakteristischen Lagerungen zu den geraden Flossennerven darbieten. In anderen Flossen findet man aber neben Nerven, welche nach den geraden Strahlen verlaufen, solche, die nach den ungeraden Strahlen ziehen. Man könnte hierbei denken, dass die verschiedene Anordnung dadurch zustande gekommen sei, dass einzelne Strahlen ausgefallen sind. Die Unregelmässigkeit ist aber nur scheinbar. Eine nähere Untersuchung lehrt nämlich, dass mit einziger Ausnahme in dem cranialen und caudalen Rande ganz wie bei Raja zwei Strahlen oder richtiger ein ganzer und zwei halbe Strahlen zu jedem Nerv gehören. Die Nerven müssen also durch Wachstumsverschiebungen in die etwas unregelmässige Lage gekommen sein. Vielleicht steht dies im Zusammenhang mit den beachtenswerten Faktoren, dass die Radialmuskeln nur in der Mitte der Flosse eine vollständige Übereinstimmung mit den Strahlen zeigen. Sowohl cranial- wie caudalwärts findet man eine Discrepidanz. Dies ist aber sicher eine secundäre Erscheinung. Denn die Entwickelung lehrt, wie Goodrich hervorhebt und ich bestätigen kann, eine ursprüngliche vollständige Übereinstimmung zwischen Skelet- und Muskelanlagen.

In jedem Falle ist es nach meiner Meinung ganz fehlerhaft, in diesen kleinen secundär erworbenen Unregelmässigkeiten Beweise gegen die Metamerie der Flosse finden zu glauben. Je jünger die Flossenanlage ist, desto mehr ähnelt

sie ihrem ursprünglichen Mutterboden, der Rumpfwand. In älteren Stadien kommen Charaktere hinzu, welche der Flosse als solcher zukommen. Derartige Eigenschaften sind im Bereiche der Flossenmuskeln und -nerven die eben genannten kleinen Unregelmässigkeiten. Wir werden in dem Gebiete der Gefässe noch grössere solche finden.

Caudalwärts findet man in der Acanthiasflosse dasselbe Verhältnis wie bei Raja, dass nämlich der letzte Nerv in Äste gespalten sich über mehrere Strahlen verteilt. Nur am cranialen Teil der Flosse findet man andere Verhältnisse, indem ein ganzer Spinalnerv in dem sehr kräftigen M. abductor an dem proximalen Teil des Propterygiums endigt, ohne Beziehung zu etwaigen freien Strahlen zu bekommen. Cranialwärts bei Acanthias befestigt sich das erste Myotom nur an das Propterygium, caudalwärts bekommen die rudimentären sog. medialen Radien keinen Nerv. Das letzte Verhältnis steht wahrscheinlich im Zusammenhang mit der Concentration und der Ablösung des caudalen Flossenteiles von der Rumpfwand. Cranialwärts sind Strahlen ausgefallen, caudalwärts sind Nerven reduziert, d. h. nach Zusammenfluss der caudalen Flossennerven hat der Zusammenhang derselben mit den Spinalnerven aufgehört, wie ich in einer folgenden embryologischen Untersuchung näher ausführen werde.

Einen anderen sehr kräftigen Beweis für die Metamerie der Flosse finde ich in dem Verhältnis zwischen den Variationen der Flossennerven und denjenigen der Strahlen. In dem descriptiven Teile ist hervorgehoben, dass die gut ausgebildeten Strahlen der Acanthiasflosse 20, 22 oder 24 betragen können. Die Flossennerven ihrerseits wechseln zwischen 11, 12 und 13. Die Variationsbreite der Strahlen ist 4, diejenige der Nerven 2. Da nun jeder Nerv zwei Strahlen entspricht, so stimmen ja die Variationen bei Acanthias sehr gut miteinander. Bei Raja kann ich die Befunde nicht verwerten, weil es mir nicht ge-

lungen ist, den ersten Flossennerv exakt zu bestimmen. Die intime Beziehung zwischen den Variationen der Strahlen und den Nerven wird aber noch deutlicher, wenn man den Variationen noch näher auf den Leib rückt.

Wohl bekannt ist die Diskussion, welche über die Frage geführt worden ist, in welcher Weise bei den Wirbeltieren neue Segmente auftreten. Die Zusammensetzung der Halswirbelsäule der Faultiere bildete das Objekt, welches zuerst die Veranlassung gab zu einer präziseren Fragestellung. Während die Säugetiere im allgemeinen sieben Halswirbel besitzen, zeigt Bradypus eine Zusammensetzung dieses Skeletabschnittes von neun Wirbeln. Bell deutete den achten und neunten von diesen als umgeänderte Brustwirbel, welche mit Rippenrudimenten versehen sind und den Zusammenhang mit dem Sternum verloren haben. Baer, Blainville, Joh. Müller u. a. hoben dagegen hervor, dass bei Bradypus tridactyles die beiden letzten Halswirbel den ausgesprochenen Charakter der letzten Halswirbel der Säugetiere im allgemeinen besitzen und darum als homolog mit diesen aufgefasst werden müssen. In späterer Zeit hat sich Solger der Ansicht von Bell angeschlossen, während Ihering andererseits als vollkommen feststehend meint, dass die beiden letzten Halswirbel des Bradypus mit den letzten Halswirbeln der übrigen Säugetiere homolog sind und dass der Unterschied zwischen beiden auf die Einschiebung von Segmenten in den mittleren Teil der Halswirbelsäule des Bradypus zurückzuführen ist.

Ihering hat von diesem speciellen Falle das Thema zu einer Hauptfrage gemacht, welche er so formuliert: Lassen sich die Differenzen in der Gliederung der Wirbelsäule und der Anordnung des peripherischen Nervensystems durch Hinzukommen resp. Verschwinden von Segmenten am hinteren Körperende und Umbildung der vorhandenen erklären, oder können neue Segmente auch im vorderen und mittleren Teile



Fig. 56

s n

s n

e

p d n

Gust. Wennman del.

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden

Kgl. Universitätsdruckerei H. Stürtz A. G. Würzburg.

des Körpers auftreten resp. ausfallen? Er seines Teiles erklärt sich für einen Anhänger der letzteren Ansicht. Er führte die Begriffe der Inter- und Excalation ein, d. h. das Auftreten von neuen Segmenten und Verschwinden von alten Segmenten. Dabei sind nicht nur die Zahl der Wirbel vermehrt oder vermindert, sondern auch die Spinalnerven und die zu ihnen gehörenden Muskeln. Von 12 untersuchten jungen Schweinen hatte die Mehrzahl 15 Brustwirbel, in einigen Fällen waren aber 14 resp. 16 solche Wirbel vorhanden. Da nun die Lumbal- und Sacralgegend sowohl wie die zu diesen gehörenden Nerven — der N. femoralis war in allen Fällen der 5. Lendennerv immer dasselbe Aussehen hatte, so schloss Ihering, dass die verschiedenen Zustände durch Inter- resp. Excalation eines Segmentes in der Brustgegend der Wirbelsäule zustande gekommen waren.

Die Lehre von Ihering wurde dann von Fürbringer auf schwerwiegende Gründe zurückgewiesen. Weder in der Ontogenie noch in dem ausgewachsenen Zustande hat man etwas gefunden, was für eine Inter- oder Excalation in Iherings Sinn sprechen könnte. Alles deutet vielmehr dahin, dass die Veränderungen der Segmentation nur an dem Endteile des Körpers durch Neubildung resp. Wegfall von Segmenten zustande kommen. Der Erklärungsgrund der verschiedenen proximalen oder distalen Lagen der Nervenplexus wurde gefunden durch die Entdeckung von Rosenberg, dass das menschliche Becken während seiner Ontogenie eine proximal gerichtete Wanderung ausführt, wodurch das Sacrum einen verschieden segmentalen Bau erhält und der Plexus sacralis auch eine verschiedene Lage bekommt. Im Anschluss hieran formulierte nun Fürbringer die Lehre von der Wanderung peripherer Organe und die davon abhängige metamere Umbildung der Nervenplexus. Während der Phylogenese können die Extremitäten ihre Lage verändern, indem sie sich

längs dem Rumpfe verschieben. Diese Verschiebung beeinflusst die nach den Extremitäten verlaufenden Nerven. Durch die Lageveränderung verändern die Extremitäten die vorigen Beziehungen zu den segmentalen Nerven und gehen neue ein. Wenn eine Extremität eine distale Wanderung ausführt, fallen proximale Nerven für die Extremitäten-Versorgung aus in demselben Masse, als distalwärts neue hinzukommen. So kommt die metamerische Umlagerung der Nervenplexus zustande.

Die Lehre Fürbringers von den Wanderungen der Extremitäten und den dabei stattfindenden metameren Umbildungen des Nervenplexus ist für die Selachierflosse besonders von Braus ausgeführt worden. Er macht einen bestimmten Unterschied zwischen der Wanderung und der Verschiebung der Flosse. An der Wanderung ist der Gliedmassenbogen beteiligt, an der Verschiebung nicht. Ich finde diese Trennung sehr berechtigt und will sie noch schärfer formulieren. Wenn ein Organ seine Lage zu der Umgebung während der Entwickelung verändert, wie das Herz oder der Testikel, so scheint mir die Bezeichnung „Wanderung" berechtigt, auch wenn die Lageveränderung durch ein verschiedenes Wachstum in der Umgebung zustande kommt. Die Lageveränderung der Flosse kommt aber nicht so zustande. Sie findet so statt, dass an dem einen Flossenende neue Metameren einverleibt werden, während an dem anderen Ende solche verschwinden. Für eine solche Veränderung wäre das Wort Verschiebung vielleicht besser zu gebrauchen. Doch ist zu bemerken, dass man Erscheinungen findet, welche nicht ganz unter diesen Namen passen. Das sind die Fälle, wo wie z. B. bei Acanthias die Flossennerven dem 3.—13. oder 3.—15. Spinalnerven entsprechen. Wenn man diese Zustände mit dem Falle, wo der 3.—14. Nerv die Flosse versorgen, und diese Fälle sind die gewöhnlichsten, vergleicht, dann hat ja die Flosse keine Verschiebung erfahren, sondern ist nur in der Längenausdehnung ver-

ändert, indem ein Segment caudalwärts weggefallen resp. hinzugekommen ist. Die Extremität kann also gar keinen solchen Prozess ausführen wie das Herz oder der Testikel. Es fragt sich dann, ob gewisse Teile der Extremität z. B. der Schulterbogen während der Phylogenese eine Wanderung ausführt. Braus beantwortet diese Frage bejahend und beruft sich hierbei auf seine Untersuchungen über das Verhältnis der diazonalen Nerven zu dem Schulterbogen. Er ordnet sein Material in eine zusammenhängende Kette (Innervation d. paar. Extrem. S. 273). Bei Ceratodus findet er keinen diazonalen Nerv, bei Spinax 1.—3. entsprechend den ersten rostralen Spinalnerven, bei Trygon findet er 26 diazonale Nerven entsprechend dem 3.—28. Spinalnerv. Zwischen diesen Extremen finden sich eine Menge Übergänge. Braus zieht aus den genannten Befunden den Schluss, dass der Schulterbogen eine kontinuierliche Wanderung zwischen den 1. und 28. Metameren ausgeführt hat.

Gegen diese Lehre der Wanderung des Schulterbogens können schwerwiegende Bedenken erhoben werden. In dem logischen Verfahren von Fürbringer-Braus finde ich zuerst einen sog. Circulus. In den ersten Ausführungen von Fürbringer wird eine hypothetische Wanderung der Extremität als Erklärung für die veränderte Lage und Beschaffenheit der Nervengeflechte gebraucht. In den citierten Untersuchungen von Braus ist das Verfahren ganz entgegengesetzt. Auf Grund einer verschiedenen Beschaffenheit der Nervengeflechte wird nun umgekehrt geschlossen, dass der Schulterbogen und die Flosse eine Wanderung ausführt. Es ist deutlich, dass ein solches Verfahren sehr wenig beweist. Weiter muss bemerkt werden, dass diese Lehre von der Wanderung des Schulterbogens längs dem Rumpfe eine ganze Menge von Widersprüchen und unerklärten Punkten in sich trägt, was macht, dass ihr Wert auch als erklärende Hypothese nicht sehr gross ist. Ich erinnere z. B. an die Befunde von Ceratodus. Nach Braus haben

die Extremitäten dieses Tieres erhebliche Wanderungen durchgemacht. Aber hier hat der wandernde Schulterbogen nicht die Nerven aufgefangen, denn die Nervenkanäle wie die diazonalen Nerven fehlen. Sowohl bei Odontaspis wie bei Raja findet nach Braus eine beträchtliche caudale Wanderung der vorderen Extremität statt. Während aber der Schulterbogen bei diesem die Nerven der durchwanderten Zone aufgefangen und beibehalten hat, findet man bei Odontaspis nur eine kleinere Anzahl Nerven in dem Schulterbogen. Es scheiden hier die vorderen Nerven, sagt Braus, in dem Mass von der Versorgung aus, als neue hintere sich an derselben beteiligen. Irgendwelchen Grund zu dieser beachtenswerten Verschiedenheit kann Braus nicht anführen.

Es ist aber nicht meine Absicht, eine vollständige Kritik über die von Braus behauptete Wanderung der Flosse längs dem Rumpfe zu liefern.

Die Ursache, dass ich auf diese Frage eingegangen bin, ist die, dass ich meine Befunde bei Acanthias beim besten Willen nicht mit dieser Lehre von der Wanderung des Schulterbogens in Übereinstimmung bringen kann. Wie aus der Tabelle auf S. 502 hervorgeht, findet man schon bei einer relativ kleinen Anzahl von Flossen bei Acanthias eine bedeutende individuelle Variation der diazonalen Nerven vor. Bei neun Flossen entsprechen die diazonalen Nerven dem 3., 4. und 5. Spinalnerven. Bei sieben Flossen sind Äste von dem 2., 3. und 4. Spinalnerven in dem Schulterbogen eingeschlossen. Bei drei Flossen findet man nur von dem 3. und 4. Spinalnerven Äste in dem Schulterbogen, und in zwei Fällen findet man sogar vier Nerven nämlich Äste von dem 2., 3., 4. und 5. Spinalnerven. Wie sind nun diese Befunde im Lichte der Wanderungslehre aufzufassen? Befindet sich der Schulterbogen bei den jetzt lebenden Vertretern des Acanthias vulgaris auf einer Wanderung? Dies kann nicht möglich sein, denn in diesem Falle sollte man

natürlich Übergänge zwischen den verschiedenen Zuständen erhalten. Solche findet man aber nicht. Die Verhältnisse in der Umgebung der Nerven sind ganz ähnlich in dem Falle, wo Äste vom 2., 3. und 4. Spinalnerven durch den Schulterbogen verlaufen, und in demjenigen, wo Äste vom 3., 4., 5. Spinalnerven denselben Weg nehmen. Erst die Zählung der serialen Nerven lässt einen Unterschied erkennen. Dieser Mangel an Übergängen zwischen den verschiedenen Formenzuständen macht, dass sie nicht als Stadien einer Entwickelung, welche bei dem nun lebenden Acanthias stattfindet, zu deuten sind. Man könnte von dem Standpunkte der Wanderungshypothese denken, dass der Zustand mit dem 3., 4. und 5. Spinalnerven der konstante, für Acanthias charakteristische wäre. Die übrigen wären als Rückschläge auf Grund einer vorher durchlaufenen Entwickelung zu deuten. Aber auch diese Denkmöglichkeit scheitert daran, dass die übrigen gefundenen Fälle mit den verschiedenen diazonalen Nerven unmöglich als bestimmte Stadien eines einheitlichen Entwickelungsprozesses aufgefasst werden können.

Aus den Befunden von Braus und mir, welche Befunde eine bedeutende Variation in der metameren Versorgung der Selachier-Flossen zeigen, scheint mir nur ein berechtigter Schluss hervorzugehen, nämlich dass jedes Körpermetamer die Fähigkeit besitze, an der Flossenbildung teilzunehmen. Warum in den besonderen Fällen die Flossen oder die Schulterbogen bald in diesen, bald in jenen Segmenten auftreten, wissen wir bisher nicht. Über die Kausalitätsverhältnisse der verschiedenen Anordnungen hat die historische Methode sehr wenig Licht geworfen. Die dabei wirkenden Wachstumsgesetze sind bis jetzt noch in völliges Dunkel gehüllt.

Ich habe im vorhergehenden die verschiedenen Ansichten über die Natur der Wirbel in Erinnerung gezogen, weil dieselben als Erklärungsmöglichkeiten in bezug auf die Varia-

tionen der Skeletstrahlen gebraucht werden können. In dem speciellen Teile habe ich mitgeteilt, welche bedeutenden individuellen Variationen in der Anzahl der Flossenstrahlen bei Acanthias vorhanden sind. Bei der Vergleichung zwischen diesen verschiedenen Zuständen kommen dieselben Erklärungsversuche in Betracht wie bei der Beurteilung der Bradypus-Halswirbelsäule. Bei den Flossen Fig. 2 und Fig. 3 sitzen in der Verlängerung des Basale 2 des Metapterygiums zwei Strahlen, welche eben durch diese Lage eine grosse Ähnlichkeit besitzen. In der Flosse Fig. 2 entsprechen sie dem 21. und 22. Strahle, in der Flosse Fig. 3 dem 19. und 20. Strahle. Sind nun diese Strahlen homolog und repräsentiert die Flosse Fig. 2 den am allgemeinsten vorkommenden Zustand bei Acanthias, dann ist die Flosse Fig. 3 durch eine Excalation von einem ganzen Strahlenpaar entstanden. Ein anderer Erklärungsversuch wäre der, dass nicht die Ähnlichkeit in der Lage, sondern die seriale Nummer bestimmend für die Homologie sei. Dann wäre der Zustand Fig. 3 aus Fig. 2 durch einen Wegfall von caudalen Strahlen und eine Verschiebung entstanden, so dass der 19. und 20. Strahl, welche bei Fig. 2 an der Seite des Basale 2 sitzen, bei Fig. 3 nach der Spitze des genannten Knorpelstückes geführt wurden.

Hinsichtlich der beiden oben gegebenen Möglichkeiten muss erst bemerkt werden, dass die Untersuchung einer grösseren Anzahl von Flossenskeleten lehrt, dass keine Spur von einer stattfindenden Inter- oder Excalation von Strahlen entdeckt werden kann. Die bestimmte Entscheidung der beiden Möglichkeiten liefert aber die Nervenuntersuchung. Sie lehrt nämlich, dass in den strahlenärmeren Flossen auch die Anzahl der segmentalen Nerven vermindert ist, und zwar je ein Nerv für zwei Strahlen. Man vergleiche die Flossen A und B, Fig. 36 und Fig. 37 miteinander. Die Flosse A, Fig. 36, hat 11 Flossennerven und 22 gut ausgebildete Strahlen, die Flosse B,

Fig. 37, hat 10 Flossennerven und 20 gut ausgebildete Strahlen. In beiden Flossen läuft der 9. Pterygialnerv nach dem 18. Strahle. Dann folgen in der Flosse A zwei Nerven, welche über vier gut ausgebildete und zwei rudimentäre Strahlen sich verteilen, in der Flosse B findet man dagegen nach dem 9. Nerven nur einen Nerv, welcher sich über zwei gut ausgebildete und zwei rudimentäre Nerven verästelt. Da nun die neun cranialen Nerven Fortsetzungen derselben Spinalnerven sind, so können die Befunde nur so erklärt werden, dass in der Flosse B ein Pterygialnerv nebst seinen zugehörigen zwei Strahlen weggefallen ist.

Wenn man also gefunden hat, dass die Flossennerven als Fortsetzungen der Spinalnerven im grossen und ganzen bestimmte topographische Beziehungen zu den Flossenstrahlen besitzen, wenn man weiter an die Übereinstimmung zwischen den Variationen der Nerven und denjenigen der Strahlen denkt, so erscheint mir das Urteil berechtigt, dass die Strahlen der Flossen ebensogut als die Wirbel metamere Bildungen sind.

Das Verdienst, ein gesetzmässiges Verhalten zwischen den Muskelanlagen und den Skeletstrahlen zuerst aufgestellt zu haben, gehört C. Rabl. Durch Zählung der Muskelknospen der Embryonen einerseits und der Strahlen ausgewachsener Selachier andererseits fand er, dass die Zahl der Strahlen gleich ist der doppelten Zahl der Urwirbel, die sich an der Bildung der Flossen beteiligen. Das Verhältnis zwischen den Strahlen konnte also durch die Formel $\frac{R}{2} = W$ ausgedrückt werden, wo R = den Strahlen und W = den Urwirbeln oder Nerven ist. Dies stimmte auch mit seinen direkten embryologischen Beobachtungen, dass ein Skeletstrahl genau zwischen einer Beuge- und Streckmuskelknospe angelegt würde. Ausgehend von der Tatsache, dass bei den ausgewachsenen Tieren

so viele Wirbel gebildet werden, wie Urwirbel bei den Embryonen sind, schloss Rabl weiter, dass eine indirekte Beziehung zwischen der Zahl der Wirbel und derjenigen der Strahlen existieren müsse. Da nun bei den Raijden die vier ersten Urwirbel keine Knospen bilden, so wurde das Zahlenverhältnis zwischen den Wirbeln und den Strahlen durch folgende Formel ausgedrückt: $\frac{R}{2} + 4 = W$.

Es muss anerkannt werden, dass hinter diesen bescheidenen Versuchen ein gesetzmässiges Verhalten zwischen den Strahlen und den Urwirbeln festzustellen ein grosser Gedanke liegt, nämlich das Bestreben, die Organisationsverhältnisse zu berechnen und morphologische Gegenstände zum Objekt einer mathematischen Deduktion zu machen. Trotzdem hat die Formel keinen Anklang gefunden. Sie ist sogar bestritten und als ganz unrichtig bezeichnet worden. Dies lehrt, wie schwierig es ist, biologische Fragen zum Objekt auch nur der einfachsten mathematischen Behandlung zu machen. Da ich während meiner Untersuchungen von der Richtigkeit der Rablschen Formel überzeugt worden bin, wird es hier notwendig sein, näher auf die Frage einzugehen. Es handelt sich hierbei um die erste Formel: $\frac{R}{2} = W$, d. h. um das Verhältnis zwischen den Strahlen und den Nerven der Flosse. Auf die Beziehung der Strahlen zu den Wirbeln einzugehen, dazu habe ich keine Veranlassung. Um die Richtigkeit der Rablschen Formel zu prüfen, zählte Braus die Strahlen und Nerven der von ihm untersuchten Selachier, indem er ganz richtig von der Voraussetzung ausging, dass jeder Spinalnerv einem Urwirbel entspricht. Das Resultat dieser Zählungen fiel sehr zu ungunsten der Formel aus. In keinem von den untersuchten Fällen konnte er dieselben bestätigen. Die Resultate gaben die verschiedensten Werte, indem entweder die Zahl der Radien zu

gering oder umgekehrt zu gross im Verhältnisse zu den Nerven war. In jenen Fällen wechselte die Differenz für die Brustflosse zwischen dem berechneten und dem beobachteten Wert zwischen $^1/_2$ und $5^1/_2$. In diesen Fällen wechselte die Differenz zwischen 1 und 6. Aus diesen Zählungen zieht Braus den Schluss, dass der Versuch, ein exaktes, mit Ziffern bezeichnetes Verhältnis zwischen den Urwirbeln und den Strahlen festzustellen, misslungen ist. Dies hat seinen Grund darin, dass das Flossenskelet nicht metamer gebaut ist.

Die Beobachtungen von Braus sind allerdings richtig. Man findet sofort sowohl bei Acanthias wie bei Raja, dass die Hälfte der Strahlen nicht der Zahl der Nerven entspricht. Trotzdem darf man daraus nicht den Schluss ziehen, dass Rabls Formel unrichtig ist. Man soll sich nicht nur darauf beschränken, die Strahlen und die Nerven zu zählen, man soll sich auch die Mühe machen, das Verhältnis zwischen den Strahlen und den Nerven innerhalb der Flossen zu untersuchen, dann kommt man zu ganz anderen Resultaten als Braus. Man findet dann bei Raja, dass in dem überwiegend grössten Teil der Flosse jeder Nerv zwei Strahlen entspricht. Hier herrscht die Rablsche Formel mit mathematischer Genauigkeit. Nur in dem kleinen, caudalwärts belegenen abgeschnürten Teil der Flosse findet man, dass immer der letzte Flossennerv, in gewissen Fällen die zwei letzten Flossennerven, über mehrere Strahlen sich verbreiten. Es wäre aber ganz verkehrt, auf Grund dieser kleinen Ausnahmen die ganze Regel aufheben zu wollen.

Auch bei Acanthias gilt die Formel von Rabl in dem grössten Teil der Flosse, indem hier jeder Nerv zwei Strahlen entspricht. Caudalwärts findet man dieselbe Ausnahme wie bei Raja, indem die rudimentären Strahlen keinem selbständigen Nerv entsprechen. Beachtenswert ist es weiter, dass auch rostralwärts eine Ausnahme zu finden ist, indem hier ein Nerv

in dem kräftigen M. abductor endigt und keinen Strahlen entspricht. Die Formel von Rabl ist also approximativ richtig. Sie gibt einen richtigen Ausdruck für die Regelmässigkeit, welche die Nerven, Muskeln und Skeletstrahlen der Selachierflosse zeigen.

Die Skeletstrahlen, die Radialmuskeln und die Nerven folgen nämlich in so regelmässiger Folge nacheinander, dass eben diese Regelmässigkeit den Hauptcharakter des Flossenbaues bildet. Ich habe auch an mehreren Stellen im vorhergehenden hervorgehoben, dass ich die Flosse ebenso regelmässig segmental gebaut finde wie die Rumpfwand. Es muss aber erwähnt werden, dass die Segmente nicht scharf und streng voneinander getrennt sind. Dies geht genügend aus dem Vorhergehenden hervor. Auch die Auffassung des Inhaltes der Segmente kann verschieden sein nach dem Gesichtspunkte, von dem man bei der Beurteilung der Segmente ausgeht. Dohrn und Rabl rechnen auf Grund ihrer embryologischen Untersuchungen zu jedem Metamer einen Nerven, zwei Myotomknospen und den dazu gehörenden Strahl. Es ist deutlich, dass in rein topographisch-anatomischer Beziehung diese Einteilung auch für die Bestandteile der Flosse gilt. Ich verweise in dieser Hinsicht auf die speciellen Beschreibungen der Strahlen und der Nerven bei Acanthias und Raja, sowie auf die betreffenden Figuren. Anatomische Einheiten bilden aber diese Segmente nicht, da der zugehörige Nerv auch teilweise das Nachbarsegment innerviert und das Muskelmaterial innerhalb eines solchen Segmentes auch von den folgenden Nerven innerviert wird. Man könnte auch, wie ich es ebenfalls getan habe, die Innervationsverhältnisse bestimmend sein lassen. Dann würde zu jedem Nerv ein ganzer Radialmuskel und zwei halbe, ein ganzer Strahl und zwei halbe gehören. Die Befunde bei Raja sprachen für eine solche Auffassung. Ganz streng liess sich aber diese Einteilung nicht durchführen. Denn

durch die Anastomosen zwischen den Pterygialnerven wurden feine Nervenbündel von dem einen Segmentalnerv nach dem anderen geführt.

Es kommt natürlich bei der Diskussion einer Metamerie der Flosse viel darauf an, was man unter dem Namen und Begriffe Metamerie versteht. Wenn man fordert, dass die aufeinander folgenden Bildungen durch bestimmte Scheidewände absolut und starr abgegrenzt werden sollen, um als eine metamere oder segmentale Anordnung definiert oder benannt zu werden, ja, dann ist es deutlich, dass der Bau der Selachierflosse keine segmentale Anordnung zeigt. Wenn man aber mit diesem Namen das Verhalten ausdrücken will, dass die in der Ebene ausgebreitete Flosse in Partien geteilt werden kann, welche einen ähnlichen Bau zeigen und in regelmässiger Anordnung folgen, ohne bestreiten zu wollen, dass Material von dem einen so gebauten Metamer in das andere hineinfliesst, ohne dass doch die Individualität der Metameren ganz verschwindet, so passt der Name Metamerie sehr gut, uns den Charakter der Flosse anzugeben. Man muss sich aber wohl hüten, dass nicht das Diskutieren über die Metamerie der Flosse nur ein leerer Wortstreit wird. Man mag in das Wort Metamerie hineinlegen, was man will, sicher ist es, dass die Selachierflosse eine Regelmässigkeit in der Anordnung ihrer Nerven, Muskeln und Skeletteile besitzt, welche nicht in den Untersuchungen von Braus zum Ausdruck kommt. Diese Regelmässigkeit ist aber eben das Charakteristischste bei der Selachierflosse. Ich habe meine Nervenpräparate verschiedenen Leuten gezeigt, welche keine Kenntnisse von den Extremitätentheorien besassen, und sie haben sofort ohne Hinweis von meiner Seite selbst die Anordnung zwischen den Strahlen und den Nerven bemerkt.

Der Fehler der Kiemenbogentheorie besteht eben darin, dass sie diese Regelmässigkeit vernachlässigt. Um die von Gegen-

baur hypothetisch dargestellte Entwickelung des Skeletes hervorzubringen, müssen bedeutende Umlagerungen der Weichteile stattgefunden haben. Keine Spur von solchen gewaltigen Umlagerungen haben meine Untersuchungen an den Tag gebracht. Je mehr man in die Tiefe des gar nicht leicht dargelegten Baues der Selachierflosse eindringt, desto mehr werden einem die Augen geöffnet für die Regelmässigkeit der Strukturen. Die Aufgabe der morphologischen Forschung ist hier wie auf anderen Gebieten der Naturwissenschaften die, die Gesetzmässigkeit zu erforschen, die allgemeinen Formeln zu finden, unter denen die Erscheinungen eingeordnet werden können. Die Kiemenbogentheorie hat ihre Berechtigung gehabt während einer Zeit, wo die historische Betrachtung die Aufmerksamkeit vor allem fesselte. In ihren letzten Stadien wirkt sie hemmend auf die Forschung, weil sie das eigentliche Wesen der Wirbeltierextremitäten verhüllt.

Die Gefässe der Selachierflosse bieten in vielen Hinsichten interessante Verhältnisse dar. Es gibt kaum ein besseres Objekt, wenn es gilt zu demonstrieren, dass die Extremitätengefässe aus Netzen hervorgehen. Wenn jemand noch an diesem von mir früher urgierten Satz zweifelt, so kann ich ihn nur auffordern, an die Entwickelung der Selachierbrustflossengefässe zu gehen. Die schräg hinter drei oder vier Spinalnerven verlaufende A. subclavia entsteht aus ebensovielen Segmentalarterien. Die A. pterygialis medialis und die gleichnamige Vene entstehen aus dem schönen Plexus axillaris. In der freien Flosse findet man sogar den Netztypus teilweise beibehalten, da ja die Arterien durch zahlreiche Anastomosen ein zusammenhängendes Netz bilden. Dies ist aber kein indifferentes. Es zeichnet sich vielmehr durch bestimmt gelagerte, kräftiger ausgebildete Stämme, die A. pterygialis lateralis und Aa. pterygalis medialis aus, und auch die Anastomosen sind nicht regellos, sondern lassen sich im allge-

meinen auf die segmentale Anordnung der embryonalen Gefässe zurückführen.

In der kurzen Mitteilung über die Entwickelung der Gefässe habe ich dargelegt, wie die Hauptstämme der ausgewachsenen Flosse als Anastomosen zwischen segmental angeordneten Gefässen entstehen. Bei der Segmentalnatur dieser Gefässe möchte ich etwas verweilen. Bisher habe ich höchstens vier von der Aorta kommende, den Körpermetameren entsprechende Arterien, welche nach der Extremitätenbasis verlaufen, nachweisen können. Auffallend ist hierbei die geringe Zahl der Arteriensegmente im Verhältnis zu den Nerven. Deren sind ja 13 oder 12. Eine andere, sehr wichtige Eigentümlichkeit ist die, dass die Arterien nicht in die freie Flosse hineinlaufen. Dorsalwärts von der Flossenbasis machen sie Halt und gehen in ein langgestrecktes Netz über. Von diesem entwickeln sich dann später die regelmässig zwischen den Nerven querverlaufenden Glieder des Plexus axillaris, aus denen durch Längsanastomosen die A. und V. pterygialis medialis hervorgehen. Ebenso regelmässig zwischen den Nerven wachsen schliesslich die Gefässe in die freie Flosse hinein, aus denen durch Längsanastomose die A. pterygialis lateralis hervorgeht. Der Umstand, dass die Glieder des Plexus axillaris, sowie die letztgenannten Gefässe nicht mit der Aorta zusammenhängen, wird vielleicht als ein Einwand gegen deren metamere Natur gebraucht. Dies beruht darauf, was man in das Wort Metamerie hineinlegt. Die Hauptsache ist doch die Regelmässigkeit der zwischen den Nerven belegenen queren Gefässe, aus denen die Hauptstämme als in der Körperrichtung verlaufende Längsstämme entstehen. Hierin liegt eine Übereinstimmung zwischen den Flossenarterien und den Rumpfarterien. Die Anordnung und Entwickelung der Flossengefässe bilden also einen neuen Beweis für die Zugehörigkeit der Flosse zu der Rumpfwand.

Verglichen mit den Arterien der pentadactylen Extremität oder des Chiridiums zeigen die Arterien des Pterygiums einen grossen Unterschied. Bei jenen entspricht die A. subclavia einer segmentalen Arterie, in der Selachierflosse läuft sie durch drei oder vier Segmente. Bei jenen läuft sie ventral von den Spinalnerven, bei diesen zieht sie schon sehr früh dorsalwärts von den Nerven. In dem freien Teile des Chiridiums läuft die Hauptarterie als A. brachialis und interossea längs dem Hauptnerven in der Längsrichtung der Extremität. In der Flosse zieht das Hauptgefäss schräg oder unter rechtem Winkel die Pterygialnerven kreuzend parallel mit der Flossenbasis. Es findet sich also eine Kluft zwischen den Gefässen des Chiridiums und Pterygiums, welche wohl wert ist, berücksichtigt zu werden bei der Diskussion der Frage, wie die beiden Extremitätenformen sich zueinander verhalten. Ich hoffe, bei einer kommenden Gelegenheit näher auf die Frage eingehen zu können.

Die Extremitäten-Theorien.

Die Anwendung der Descendenztheorie auf die Anatomie gab dieser Wissenschaft eine theoretische Grundlage, die sie vorher nicht besessen hatte. Von einem rein descriptiven Standpunkte wurde die Wissenschaft vom Bau des Körpers zu einem höheren Standpunkte gehoben, indem die Descendenzlehre eine Betrachtungsweise einführte, welche gestattete, Schlüsse zu ziehen ausserhalb des Bereiches des direkt Beobachteten. Die Vorzüge der neueren morphologischen Richtung bestanden in einer bedeutenden Bereicherung sowohl der

Kenntnisse wie der Erkenntnis der organischen Formenwelt. Neben Vorteilen trug die Methode auch Schwächen in sich.

Es gibt kaum ein Gebiet, wo die Vorzüge und die Schwächen der neueren Forschungsrichtung so grell hervortreten wie in der Bearbeitung der Extremitätenmorphologie. Jene bestehen vor allem in dem Aufstellen von neuen, vorher ungeahnten Problemen und in der Vermehrung der faktischen Kenntnisse. Dass Gegenbaur und seine Schule sich in beiden Hinsichten bedeutende Verdienste erworben haben, ist nicht zu bestreiten. Die ganze Diskussion über das Wesen der Wirbeltierextremitäten ist durch die von ihm 1869 begründete Archipterygiumtheorie hervorgerufen worden. Die eingehendste Bearbeitung der Anatomie der Flossen verdanken wir Gegenbaur und seiner Schule. Die Schwäche der morphologischen Richtung besteht vor allem in einem Hang zur Spekulation, in einer Geneigtheit, auf einer ungenügenden empirischen Grundlage allzu weitgehende theoretische Schlüsse zu ziehen. Eine Folge dieser Schwäche ist der Zwiespalt der Meinungen, welcher in dem Kampf zwischen der Kiemenbogenlehre und der Seitentaltentheorie hervorgetreten ist. Es liegt ausser dem Rahmen dieser Abhandlung, eine kritische Darstellung dieser beiden Lehren zu geben. Ich beschränke mich auf folgende Bemerkungen.

Der Streit um den Ursprung der paarigen Extremitäten der Wirbeltiere ist zwischen Repräsentanten von zwei verschiedenen Methoden der morphologischen Richtung geführt worden. Die Seitenfaltentheoretiker betrachten die Resultate der ontogenetischen Entwickelung als ausschlaggebend für die Beurteilung morphologischer Fragen, während die Anhänger der Kiemenbogentheorie das Hauptgewicht auf die Bearbeitung der Anatomie der ausgewachsenen Formen legen.

Von diesem Gesichtspunkte aus scheint es mir von Inter-

esse zu sein, dass eine anatomische Untersuchung, die von Anfang an ganz indifferent und unparteiisch angelegt worden ist, gegen die Kiemenbogentheorie und in gewisser Hinsicht für die Seitenfaltenlehre spricht. Die Grundlage dieser letzteren bildet ohne Zweifel die Lehre von der Metamerie der Flossenbestandteile. Ich habe schon hervorgehoben, dass diese Ansicht durch meine Untersuchung eine mächtige Stütze erhalten hat. Auf der anderen Seite gehören zu der Seitenfaltentheorie Bestandteile spekulativer Art, welche ebenso unbegründet sind als die Hypothese von dem Kiemenbogenursprung des Flossenskeletes. Ich komme später auf sie zurück.

Für die Richtigkeit der Kiemenbogentheorie ist in den letzten Jahren besonders Fürbringer eingetreten. Es wird darum notwendig, auf seine Beweisführung näher einzugehen.

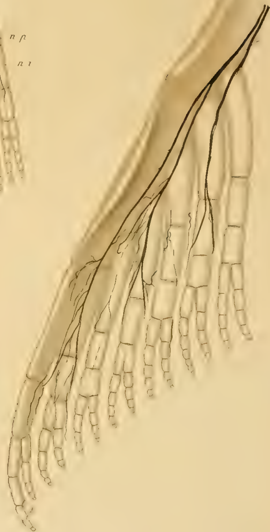
Fürbringer beruft sich hauptsächlich auf drei Tatsachen, welche beweisen sollen, dass der Schulterbogen ursprünglich ein Kiemenbogen gewesen ist. Den ersten Beweis für seine Ansicht findet Fürbringer darin, dass der vom Vagus innervierte M. trapezius bei den am tiefsten stehenden Pterygiophoren sowohl an dem letzten Kiemenbogen wie an dem Schulterbogen inseriert. Bei den Anuren fand Fürbringer weiter einen Muskel, den M. interscapularis, welcher ganz im Gebiete des Schulterbogens belegen ist und auch vom N. vagus innerviert wird. Dieser Befund kann nur so gedeutet werden, dass der betreffende Muskel einem M. adductor arcuum branchialium entspricht und dass der Schulterbogen der Anuren also von branchiogener Art ist. Schliesslich hat Fürbringer bei einem gut konservierten Exemplare von Heptanchus gefunden, dass feine Vaguszweige ein Geflecht in dem Perichondrium des Schulterbogens bilden. Er sieht hierin den dritten Beweis für die Abstammung des Schulterbogens aus dem Vagusgebiet.

Nun versagen sowohl die Ontogenie wie die Paläontologie,









Gust. Wenzmann del.
Verlag v. J. F. Bergmann

wenn es gilt, den Weg zu zeigen, den der Kiemenbogen zurückgelegt hat, um ein Schulterbogen zu werden. Durch seine vergleichend-anatomischen Untersuchungen über die Muskulatur und Innervation des Kiemenbogengebietes hat Fürbringer aber die Einsicht gewonnen in die Weise, wie dieser Entwickelungsprozess stattgefunden hat. Ursprünglich lagen die Kiemenbogen ganz im Gebiete des Kopfes und wurden von den Cerebralnerven innerviert. Hinter dem Kopfgebiete fing der Rumpf mit seiner regelmässigen Metamerie an. Im Laufe der Phylogenie wurde dieser Zustand durch erhebliche Verschiebungen und Wanderungen des Materials an dem Grenzgebiete des Kopfes und Rumpfes verändert. Es fand eine Vermischung von den cranialen und spinalen Elementen statt, wobei in der aufsteigenden Tierserie die spinale Muskulatur sich immer mehr im Gebiete der Kiemenbogen ausbreitete. Die Kiemenbogen wurden sogar von den spinalen Muskeln erobert, während die alte Vagusmuskulatur allmählich zurückgebildet wurde. Da nun eben der Schulterbogen hauptsächlich in der spinalen, teilweise doch in der Vagusmuskulatur eingebettet ist, so zieht Fürbringer den Schluss, dass der Schulterbogen einem hinteren Kiemenbogen entspricht, welcher in obenstehender Weise von der spinalen Muskulatur erobert worden ist, aber teilweise noch seine alten Vaguscharaktere behalten hat.

Ich finde die scharfsinnigen Deduktionen von Fürbringer sehr beachtenswert. Sie verdienen es ohne Zweifel, ernstlich erwogen zu werden. Von dem historischen Gesichtspunkte aus gesehen bildet die Vagusinnervation des Schulterbogens ein Problem, welches wohl wert ist, weiter bearbeitet zu werden. Wie man in alten Gebäuden z. B. bisweilen Stücke einer vergangenen Zeit eingesprengt finden kann, aus denen, so klein sie auch sind, eine ganze Geschichte abzulesen ist, so sind vielleicht die drei oben genannten Befunde von Fürbringer dergleichen Reste, aus deren Gegenwart man auf

einen stattgefundenen Entwickelungsprozess zu schliessen berechtigt sein kann.

Aber auch wenn dies zugestanden wird, so kann ich nicht finden, dass das Beweismaterial von Fürbringer für die Herleitung des Schulterbogens aus einem Kiemenbogen genügt. Das Verfahren von Fürbringer leidet nämlich an dem Fehler, dass der Schluss nicht aus den Prämissen hervorgeht. Aus seinem empirisch dargestellten Materiale kann man nur — die Richtigkeit der betreffenden Untersuchungen vorausgesetzt — den Schluss ziehen, dass auf der Grenze zwischen Kopf und Rumpf im Zusammenhang mit der Bildung und Umbildung des Kiemenapparates bedeutende Umlagerungen der Muskulatur vor sich gegangen sind. Ob das Extremitätenskelet von diesen Umlagerungen einen Einfluss erfahren hat, wissen wir nicht. Es ist sehr wohl denkbar, dass diese Umlagerungen der Muskulatur stattgefunden haben, bevor der Schulterbogen gebildet war. Wenn nun dieser auf der Grenze zwischen Kopf und Rumpf entstanden ist, dann ist es sehr natürlich, dass er seinen Platz innerhalb der Vagus- und Spinalmuskulatur bekommt.

Gegen die letztgenannte Annahme kann man vielleicht mehrere Gründe anführen. Ich lege auch kein besonderes Gewicht auf dieselbe. Was ich aber für wichtig halte, das ist das, dass gegen die Herleitung des Schulterbogens aus einem Kiemenbogen in der von Gegenbaur und Fürbringer angenommenen Weise so schwerwiegende Gründe vorgebracht werden können, dass die Hypothese nicht einmal als Denkmöglichkeit berechtigt ist.

Die wichtigsten Bedenken, welche man gegen die Kiemenbogentheorie richten kann, sind folgende:

1. Der Schulterbogen der Selachier beweist durch seine Lage zu den umgebenden Weichteilen, dass er weder homolog noch homodynam mit dem Kiemenbogen ist.

2. Die primitivste Extremität der Wirbeltiere, die Flosse der Selachier, zeigt im Prinzip denselben Bau wie die Körperwand, und dieser Bau ist von der gleichen Art, dass die von Gegenbaur und seiner Schule hypothetisch angenommene Entwickelung des Skeletes ganz unmöglich hat stattfinden können.

3. Die Flosse der Selachier zeigt in ihrer ontogenetischen Entwickelung keine Spur von einem durchgemachten Kiemenbogenstadium.

Zu Punkt 3 habe ich nichts hinzuzufügen, was nicht schon aus den Arbeiten von Balfour, Dohrn, Rabl und Mollier bekannt ist. Die ontogenetischen Befunde haben ja immer gegen die Archipterygiumtheorie gesprochen. Deren Anhänger haben auch immer den Wert dieser Untersuchungsmethode bestritten und andererseits den Stützpunkt ihrer Ansicht bei den ausgewachsenen Formen gesucht und gefunden. Es wird darum notwendig, den endgültigen Kampf auf diesem Gebiete zu führen. Darum spielen die in den Punkten 1 und 2 erhaltenen Sätze die grösste Rolle. Sind die darin enthaltenen Behauptungen richtig, dann muss die Kiemenbogentheorie für immer beseitigt sein.

Hinsichtlich Punkt 1 muss daran erinnert werden, dass schon Mivart (1878) hervorgehoben hat, dass die Lage der Kiemenbogen innerhalb der Aortenbogen und innerhalb des Kopfcöloms eine Homologie zwischen den Kiemenbogen und dem Extremitätenbogen unmöglich macht. Es ist interessant zu erfahren, wie sich die Anhänger der Kiemenbogentheorie zu dieser Einwendung verhalten.

Soviel ich weiss, hat sich Gegenbaur niemals bestimmt über diesen Einwand ausgesprochen. Vielleicht wendet sich das folgende Citat aus seiner letzten Behandlung des Extremitätenproblemes (Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, 1898, S. 463) dagegen:

„Das in den Kiemenbogen gegebene Vergleichungsobjekt ist aber nur in seinen allgemeinsten Verhältnissen zu nehmen, und es kann sich durchaus nicht um die sehr specialisierten Formen handeln, wie wir sie bereits bei Selachiern antreffen. Wie viele andere Zustände zwischen diesen und jenen der Cyclostomen bestanden haben mögen, und welcher Art sie waren, wissen wir nicht, aber dass solche vorhanden gewesen sein müssen, lehrt die an jenen beiden Zuständen sich zeigende Divergenz. So wenig man also daran denken darf, dass z. B. ein Kiemenbogen bei den Selachiern in eine Gliedmasse sich umgewandelt habe, ebensowenig ist daraus ein Grund gegen jene Ableitung zu entnehmen.“

Der letzte Satz enthält ein Paradoxon, das ich nicht richtig verstehen kann. Der Hauptinhalt des Citates scheint aber der zu sein, dass die Verhältnisse der Kiemenbogen bei den Selachiern so specialisiert sind, dass sie für die Ableitung des Flossenskeletes nicht gebraucht werden können. Hierin liegt also eine Anerkennung, dass die Kiemenbogen und der Extremitätenbogen bei den Selachiern nicht homolog sind. Wenn aber trotzdem Gegenbaur an die Ableitung des Schulterbogens von einem Kiemenbogen, über dessen Aussehen und Anordnung wir nichts wissen, festhält, dann verlässt er den tatsächlichen Boden vollständig und wandelt seine Lehre in das rein Metaphysische um.

Fürbringer behandelt in seinem vorher citierten Werke die Frage von der Homologie des Schulterbogens mit einem Kiemenbogen ausführlich. „Noch eines Einwandes“, schreibt er, „sei gedacht, der gegen die Vergleichung der Kiemenbogen und Extremitätenbogen erhoben worden ist und erhoben werden kann. Es ist die Verschiedenheit in der tieferen oder oberflächlicheren Lage beider Teile: die Kiemenbogen werden von den Rumpfmuskeln und von dem N. vagus bedeckt, die Extremitätenbogen liegen dagegen innerhalb der Rumpfwandung

in die ganze Masse der Rumpfmuskulatur eingesenkt, teilweise selbst oberflächlich von ihr und decken die am Rumpfe caudalwärts verlaufenden Teile des N. vagus; auch gehören die Visceralbogen mit ihren cerebralen Muskeln dem hypomeren Seitenplattenbereiche, die Rumpfwandung mit ihren spinalen Muskeln dem epimeren Urwirbelbereiche an."

In Bezug auf den letzten Teil des Einwandes, welcher besonders von Dohrn in dessen ontogenetischen Studien hervorgehoben ist, erkennt Fürbringer allerdings die prinzipielle Differenz zwischen der tiefen und hypomeren Lage der Kiemenbogen und der oberflächlichen und epimeren der Rumpfwand an, kann aber darin keine Instanz gegen die behauptete Homologie erblicken. Er weist nämlich auf die vorher besprochenen Umlagerungen zwischen der spinalen Muskulatur und den Kiemenbogen hin, nach denen die letzten von diesen erobert und nach der Oberfläche gezogen werden. Der Kieferbogen z. B. liegt direkt unter der Haut, während die spinale Muskulatur an ihrer Innenfläche inseriert. Ob diese Erklärungsversuche von Fürbringer genügen, den genannten Einwand seines Inhaltes zu berauben, lasse ich unentschieden, da das bezügliche empirisch Material in dieser Abhandlung nicht behandelt wird. Die Frage, welche mich hier besonders interessiert, ist die, wie Fürbringer die grundverschiedene Lage, welche die Kiemenbogen einerseits und die Schulterbogen andererseits zu dem N. vagus einnehmen, erklären will. Jeder, der eine Präparation der Kiemengegend bei einem Selachier ausgeführt hat, wird sofort erfahren, dass ein Kiemenbogen, um ein Schulterbogen zu werden, direkt durch den N. vagus wandern muss. Wie wird nun dieser schwierige Weg des wandernden Kiemenbogens von den Anhängern der Kiemenbogentheorie geebnet?

Dass hier eine grosse Schwierigkeit für die Theorie vorliegt, geht deutlich aus den Ausführungen von Fürbringer

hervor. Er sagt nämlich, dass, wenn die genannte Lagedifferenz eine primordiale und durchgreifende ist, und wenn es nicht gelingt, ihre secundäre Ausbildung nachzuweisen, so gibt er zu, dass die Homologie zwischen Kiemenbogen und Schultergürtel keine komplette ist. Es gelingt indessen, die Schwierigkeiten aufzuheben. Ich überlasse Fürbringer selbst das Wort: „Schwerer wiegt das Verhalten des R. intestinalis, der wohl allgemein als die eigentliche Fortsetzung des Vagus, als Endstamm desselben angesehen wird. Ich kann indessen mit dieser Auffassung nicht übereinstimmen. Die Nervenfasern des R. intestinalis entstammen nicht dem letzten Teile des centralen Vaguskernes und bilden gleichfalls nur einen mit der caudalwärts gehenden Wanderung des Kopfdarmes weit nach hinten ausgedehnten Seitenast resp. Seitenastkomplex, welcher den zwischen den Kiemenbogen in die Tiefe dringenden und dann an ihrer Innenfläche verlaufenden Rr. viscerales der Kiemenäste des Vagus homodynam ist. Er muss somit, gerade auf Grund der Homodynamie zwischen Kiemenbogen und Schulterbogen innerhalb des letzteren liegen. Der eigentliche Endteil des Vagus ist, wie bereits oben ausgeführt, der dem letzten Ende des centralen Vago-accessoriuskernes entstammende Ramus trapezius; dieser aber liegt gerade so wie der Stamm des Vagus zu den Kiemenbogen oberflächlich zum Schultergürtel. Nach diesen Darlegungen erwächst somit meines Erachtens auch aus diesem Verhalten der Homodynamisierung der Extremitätenbogen mit den Kiemenbogen keine Schwierigkeit.“

Es ist für mich ganz unmöglich zu verstehen, dass Fürbringer durch die oben citierte Darlegung den Einwand zurückgewiesen hat, welcher gegen die Homologie des Schulterbogens mit einem Kiemenbogen auf Grund der verschiedenen Lage zu dem N. vagus gerichtet ist. Der Geist, welcher durch die citierten Zeilen spricht, ist nicht derjenige, welcher die

Naturwissenschaften befruchtet hat. Für mich ist es, als ob ich einen sehr geschickten Advokaten vor Gericht zugunsten einer ganz verlorenen Sache sprechen hörte. — Die Sache ist ja ganz einfach: die Kiemenbogen liegen innerhalb des Vagusstammes, der Extremitätenbogen ausserhalb desselben. Der Inhalt der Auseinandersetzung von Fürbringer kann sofern er nicht als ein wortreicher, aber inhaltsloser Sophismus aufgefasst werden soll — nicht anders sein als der, dass der Kiemenbogen seine Wanderung von der tiefen Lage in der Nähe der Darmwand nach der oberflächlichen in der Rumpfwand zu einem Zeitpunkt vorgenommen hat, wo die eigentliche Fortsetzung des Vagus, der R. intestinalis, noch nicht gebildet ist. Wenn dies die Meinung ist, dann liegt ja in dieser Erklärung eine handgreifliche Misshandlung der Tatsachen, welche nicht berechtigt ist. Der N. vagus steht der supponierten Wanderung des Kiemenbogens im Wege. Nun gut, dann wird er einfach nach seiner ursprünglichen Heimat zurückgezogen. Eine solche Beweisführung kann man aber nicht gelten lassen. Ich komme also zu dem Schluss, dass die Schwierigkeiten, welche gegen eine Homologisierung des Schulterbogens mit einem Kiemenbogen gemacht worden sind, nicht von Fürbringer überwunden sind. Sie sind nicht beseitigt, weil sie nicht beseitigt werden können.

In seiner grossen Abhandlung über Ceratodus zeichnet Braus einige Figuren, welche zeigen sollen, wie die Flosse aus einem Kiemenbogen entsteht. Man sieht in der ersten Figur einen Kiemenbogen an der Grenze gegen den Rumpf belegen, caudalwärts von ihm eine muskularisierte Hautfalte. In den folgenden Figuren sieht man nun, wie der Kiemenbogen ganz gemütlich in die Falte hineinwandert, während ihre Strahlen die von Gegenbaur postulierten Umwandlungen zu einem biserialen Archipterygium durchmachen. Was aber Braus hier unterlässt, seinen Lesern mitzuteilen, das

ist der schwierige Weg, welchen der Kiemenbogen zu passieren hat, ehe er sein Ziel erreicht. Er muss durch den zugehörigen Aortenbogen passieren, er muss gerade durch den Vagusstamm marschieren. Er muss endlich gerade durch die rostralen Spinalnerven seinen Weg nehmen, um von der gegenwärtigen Lage eines Kiemenbogens der Selachier zu der Lage des Schulterbogens derselben Tiere zu gelangen. Für Braus existieren diese Schwierigkeiten gar nicht, denn sie werden nicht einmal erwähnt.

Es ist nämlich nicht nur die Lage des N. vagus, welche ein bestimmtes Hindernis gegen die mehrerwähnte Homologie bildet. Die Lage zu den Spinalnerven gibt ebenso zwingende Beweise gegen die Identität ab. Der Plexus cervicalis und die folgenden Spinalnerven liegen ausserhalb des Kiemenkorbes, dieselben Nerven verlaufen innerhalb des Schulterbogens auf dem Wege nach der Flosse. Der Teil des Plexus cervicalis, welcher nach der hypobranchialen Muskulatur verläuft, macht eine schöne, mit der Concavität rostralwärts gerichtete Schlinge. Man ist darum wohl berechtigt zu fragen, wie ist der wandernde Kiemenbogen aus dieser Schlinge geraten und wie ist er ausserhalb der Spinalnerven gekommen? Bei der Antwort auf diese Fragen darf man sich indes nicht mit dem Hinweise zufrieden geben, dass die Spinalmuskulatur sich der Kiemenbogen bemächtigt hat. Wenn überhaupt die Lage zu den umgebenden Organen für die Homologie bestimmend sein soll, so ist man genötigt darzulegen, wie es möglich gewesen ist, dass der Kiemenbogen in eine so veränderte Lage gekommen ist. Ich bin überzeugt, dass auch die lebhafteste Phantasie keine zufriedenstellende Antwort auf diese Frage geben kann.

Als zweiten Grund gegen die Kiemenbogentheorie habe ich oben angeführt, dass die Brustflosse der Selachier einen solchen Bau besitzt, dass die von Gegenbaur und seiner

Schule hypothetisch angenommene Entwickelung des Skeletes ganz unmöglich hat stattfinden können. Ich verweise in dieser Hinsicht auf meine in dieser Abhandlung mitgeteilten Untersuchungen. Die Muskeln, Nerven und Gefässe gehören zur Körperwand. Dies wird auch von der Schule von Gegenbaur zugestanden. Das Skelet würde aber von der Kiemengegend stammen. Es muss nach dieser Lehre vor dem Zustande bei den Selachiern einen komplizierten Entwickelungsprozess durchgemacht haben. Der Kiemenbogen wird von den metameren Rumpfmuskeln erorbert, und während dieser Eroberung wächst aus dessen Mitte ein Strahl heraus, längs dessen beiden Seiten kleinere Strahlen auswandern, um schliesslich die biseriale Anordnung der Ceratodusflosse anzunehmen. Nun bildet sich diese um, verliert auf der einen Seite den Radienbesatz und legt sich dann mit der Stammradie an die Rumpfwand. So wird der Selachierzustand erreicht. Es ist deutlich, dass während dieses Entwickelungsprozesses mächtige Umbildungsprozesse stattgefunden haben müssen, welche ihrerseits eine bedeutende Umlagerung der übrigen Flossenbestandteile mit sich ziehen mussten. Von solchen findet man aber in der Flosse der Selachier keine Spur. Wie ich vorher ausführlich mitgeteilt habe, ist der Bau der Flosse der denkbar einfachste. Man mag über die Metamerie der Flosse denken, was man will, sicher ist es, dass die Bestandteile der Flosse in der regelmässigsten Ordnung nacheinander folgen und bestimmte topographische Anordnung zueinander zeigen. Ein solcher Bau lässt sich unmöglich mit der hypothetisch angenommenen, oben referierten Bildung und Umbildung des Skeletes vereinen. Als Denkmöglichkeit war diese berechtigt, solange man der Ansicht huldigte, dass die Nerven komplizierte Netze bildeten, welche als Folge einer stattgefundenen Mischung des Muskelmateriales hervorgegangen waren. Diese Netze existieren aber nicht, ebensowenig als eine Mischung

des Muskelmateriales je stattgefunden hat. Es ist also auch für die kühnste Phantasie unmöglich hervorzukonstruieren, wie in einem Fortsatze der Rumpfwand, wo die Nerven und Muskeln ganz einförmig nacheinander folgen, das Skelet einen so komplizierten Prozess durchgemacht haben soll, wie denjenigen, welchen die Gegenbaursche Theorie fordert. Damit fällt auch die letzte Berechtigung für die Existenz der Kiemenbogentheorie, nämlich als Denkmöglichkeit zu bestehen.

Dass diese Lehre als Reaktion gegen eine lange empirische Periode in einer Zeit, wo grosse Ideen durchdrangen, entstanden ist, ist ganz natürlich. Dass dieselbe nach den ontogenetischen Kenntnissen von den Forschern übergeben wurde, welche auf einem streng empirischen Boden stehen, steht nur in Übereinstimmung mit der alten Ansicht, dass die realen Ansichten den Boden unseres Wissens bilden. Nicht so leicht verständlich ist das spätere Aufblühen der Theorie. Dies kann nur verstanden werden, wenn man bedenkt, welchen mächtigen Eindruck die historische Auffassung auf ihre Anhänger zu machen vermag. Andererseits muss anerkannt werden, dass sie auch in dieser neuen Periode viel dazu beigetragen hat, unsere faktischen Kenntnisse zu bereichern und die Problemstellung zu vertiefen. Doch ist nun der Zeitpunkt gekommen, wo man sich hüten muss, dass die Theorie nicht lähmend und reaktionär auf die Forschung wirkt.

Von den beiden Extremitätentheorien stimmen meine Untersuchungen, wie ich schon hervorgehoben habe, viel mehr mit der Seitenfaltentheorie als mit der Kiemenbogentheorie überein. Denn das Hauptresultat meiner anatomischen Untersuchung war der Nachweis, dass die Flosse in allen ihren Bestandteilen der Rumpfwand angehört. Andererseits bin ich während meiner Arbeit zu der Ansicht gekommen, dass auch die Seitenfaltenhypothese Bestandteile spekulativer Art enthält, welche bei einer tieferen Untersuchung nicht verifiziert werden können. Als einen

solchen Bestandteil betrachte ich vor allem die Ansicht, dass die Urform des Flossenskeletes von einer Serie freier Radien gebildet worden sei. Ich habe während meiner anatomischen und ontogenetischen Untersuchungen nichts gefunden, was für eine solche Urform spricht. Der Umstand, dass das Skelet der unpaaren Flossen aus solchen freien Strahlen besteht, beweist ja eigentlich gar nichts. Die Stellen der Rumpfwand, wo die paarigen Flossen entstehen, sind in manchen Hinsichten so verschieden von denjenigen, von denen die unpaaren ihren Ursprung nehmen, dass eine direkte Vergleichung nicht berechtigt ist. Dass das Skelet der Selachierflosse nicht als solche entstanden ist, ist in unseren Tagen selbsverständlich. Bei dem Suchen nach den vorhergehenden Stadien muss man vor allem das berücksichtigen, was man von der historischen Entwickelung anderer Teile des Skeletes, z. B. des axialen Skeletes, schon kennt. Es zeigt sich dann ein Parallelismus in den allgemeinen Erscheinungen zwischen der Skeletentwickelung an den beiden Orten, welche zu einer Erkenntnis der historischen Entwickelung des Flossenskeletes führt, auch wenn die besonderen Stadien im ausgewachsenen Zustande nicht erhalten geblieben sind. Ich werde diese Gedanken in einer kommenden Untersuchung über die Entwickelung der Selachierflosse näher ausführen.

Figurenerklärung.

Tafel 27/28—45/46.

Figg. 1, 2 und 3. Das Brustflossenskelet von Acanthias vulgaris. Natürliche Grösse.

Figg. 4 und 5. Die Beziehungen zwischen den tiefen Radialmuskeln und den Strahlen in der Brustflosse von Acanthias vulgaris. 1½ malige Vergrösserung

Figg. 6, 7, 8 und 9. Die Variationen der cranialen Strahlen in der Brustflosse von Acanthias vulgaris.

Figg. 10—29. Variationen der caudalen Strahlen in der Brustflosse von Acanthias vulgaris.

Fig. 30. Die Muskulatur der Brustflosse von Acanthias vulgaris von der Seite gesehen.

Fig. 31. Die Spinalnerven bei einem jungen Exemplare von Acanthias vulgaris in der Rumpfwand von der inneren Seite gesehen. 3malige Vergrösserung.

Fig. 32. Vier Spinalnerven mit ihren Anastomosen in der Rumpfwand von Acanthias vulgaris. 1½ malige Vergrösserung.

Figg. 33—37. Die ventralen Pterygialnerven in der Brustflosse von Acanthias vulgaris. s. n. = Spinalnerv. g. = die gabelförmigen Teilungen der Flossennerven. n. i. = N. intermittentes. a. cr. = die konstante craniale Anastomose. a. c. = die konstanten caudalen Anastomosen. Fig. 33, 35, 36 und 37 1½ malige Vergrösserung; Fig. 34 natürliche Grösse.

Fig. 38. Die dorsalen Pterygialnerven in der Brustflosse von Acanthias vulgaris. 1½ malige Vergrösserung.

Fig. 39. Die Topographie der Nerven und Arterien der Brustflosse bei Acanthias vulgaris. s. n. = Spinalnerven; N. g. = die Teilung der Pterygialnerven in ventrale und dorsale Äste; Ao. = Aorta; A. s. = A. subclavia; A. p. m. = A. pterygialis medialis; A. p. l. = A. pterygialis lateralis. Natürliche Grösse.

Fig. 40. Die Topographie der A. und V. subclavia bei Acanthias vulgaris. v. s. = V. subclavia. Natürliche Grösse.

Fig. 61



Fig. 62.

a p p

a p m

Figg. 61 Gust. Wennman del.
Figg. 62 Ester Johansson del.

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.

Kgl. Universitätsdr. vere. H. Stürtz A. G. Würzburg

Fig. 41. Die dorsalen Arterien in der Brustflosse von Acanthias vulgaris. Natürliche Grösse.

Figg. 42, 43 und 44. Die ventralen Arterien der Brustflosse von Acanthias vulgaris. a. p. m. = A. pterygialis medialis; a. p. l. = A. pterygialis lateralis. 1½ malige Vergrösserung.

Fig. 45. Die A. (a. p. m.) und V. pterygialis medialis (v. p. m.) in der Brustflosse von Acanthias vulgaris. Natürliche Grösse.

Fig. 46. Die Anastomosen zwischen der V. subclavia und der V. parietalis bei Acanthias vulgaris.

Fig. 47. Die Vv. pterygialis medialis (V. p. m.) und lateralis (V. p. l.) bei Acanthias vulgaris.

Fig. 48. Die subcutanen Venennetze in der Brustflosse von Acanthias vulgaris. v. s. d. = V. subcutanea dorsalis.

Fig. 49. Das subcutane Nervennetz bei Raja radiata.

Figg. 50 und 51. Die sensiblen Endausläufer der Flossennerven bei Raja radiata.

Fig. 52. Die ventralen Brustflossennerven bei Raja batis.

Fig. 53. Die dorsalen Brustflossennerven bei Raja batis; n. i. Nn. intermittentes.

Fig. 54. Die Brustflossennerven von Raja radiata. p. d. n. = proximale diazonale Nerven; d. d. n. = distale diazonale Nerven; m. n. = metazonale Nerven; n. = die ventralen Fortsetzungen der Spinalnerven in der Bauchwand.

Fig. 55. Flossennerven von Raja radiata. p. n. = Hauptstämme der Pterygialnerven mit gabelförmiger Teilung. g. n. = das tiefe Grundnetz.

Fig. 56. Oberflächliche und tiefe Nerven in der Brustflosse von Raja; s. n. subkutanes Nervennetz; e. = Endausläufer der Flossennerven; p. d. n. = proximale diazonale Nerven.

Figg. 57, 58, 59, und 60. Die rostralen diazonalen Nerven in ihrem Verhältnisse zu den Strahlen bei Raja; n. p. = N. pterygialis; n. i. = N. intermittens.

Fig. 61. Die proximalen diazonalen Nerven bei Raja radiata.

Fig. 62. Die Arterien der Brustflosse bei Raja clavata.

Literaturverzeichnis.

1. Braus, H., Über die Innervation der paarigen Extremitäten bei Selachiern, Holocephalen und Dipnoern. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 31. 1898.
2. — Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Muskulatur und des peripheren Nervensystems der Selachier. II. Die paarigen Gliedmassen. Morphol. Jahrbuch. Bd. 27. 1899.
3. — Die Muskeln und Nerven der Ceratodusflosse. Semon, Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel. I. Jenaische Denkschriften. Bd. 4. 1900.
4. Dohrn, A., Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierköpers. VI. Die paarigen und unpaaren Flossen der Selachier. Mittheil. aus. d. Zoolog. Station zu Neapel. Bd. 5. 1884.
5. Fürbringer, M., Zur Lehre von den Umbildungen des Nervenplexus. Morphol. Jahrbuch. Bd. 5. 1879.
6. — Über die spinooccipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. Festschr. f. Gegenbaur. Bd. 13. 1897.
7. — Morphologische Streitfragen. Morphol. Jahrbuch. Bd. 30.
8. Gegenbaur, C., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. H. 2. Brustflosse der Fische. 1865.
9. — Grundzüge der vergleichenden Anatomie. 2. Aufl. 1870.
10. — Über das Skelet der Gliedmassen der Wirbeltiere im allgemeinen und der Hintergliedmassen der Selachier im besonderen. Jenaische Zeitschrift. Bd. 5. 1870.
11. — Über das Archipterygium. Ibidem Bd. 5. 1870.
12. — Zur Morphologie der Gliedmassen der Wirbeltiere. Morphol. Jahrbuch. Bd. 2. 1876.
13. — Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. Bd. 1. 1898.
14. Goodrich, E. S., Notes on the Development, Structure and Origin of the Median and Paired Fins of Fish. The quarterly journal of microscopical science. N. S. Nr. 198. 1906.

15. Huxley, T. H., Contributions to Morphology. Ichthyopsida. — Nr. 1. On Ceratodus Forsteri, with observations on the Classification of Fishes. Proc. of the scientif. meetings of the zool. society. 1876.
16. Ihering, H. von, Das peripherische Nervensystem der Wirbeltiere als Grundlage für die Kenntnis der Regionenbildung der Wirbelsäule. Leipzig 1878.
17. Mivart, St. G, Notes on the fins of Elasmobranchs, with considerations on the nature and homologues of vertebrate limbs. Transact. of the zoolog. Society. Vol. 10. 1879.
18. Mollier, S., Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere. I. Das Ichthyopterygium. Anatom. Hefte. Bd. 8. 1893.
19. Parker, T. J., On the Blood-Vessels of Mustelus Antarcticus: a Contribution to the Morphology of the Vascular System in the Vertebrata. Philos. Transactions of the royal Society. Vol. 177. 1887.
20. — On the venous System of the Skate. Transactions New. Zeal. Inst. Vol. 13. 1880.
21. Rabl, C., Theorie des Mesoderms. Leipzig. 1896.
22. — Gedanken und Studien über den Ursprung der Extremitäten. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 70. 1901
23. Thacher, K, Median and paired Fins, a Contribution to the History of Vertebrate Limbs. Transact. of the Connectic. Acad. Vol. 3. 1878.
24. Wiedersheim, R., Das Gliedmassenskelet der Wirbeltiere mit besonderer Berücksichtigung des Schulter- und Beckengürtels bei Fischen. Jena 1892.

Aus dem histologischen Laboratorium der kaiserl. militär-medizinischen Akademie zu St. Petersburg.

ÜBER DIE

URGESCHLECHTSZELLEN BEI SÄUGETIEREN

VON

W. RUBASCHKIN,
ST. PETERSBURG.

Mit 6 Textfiguren und 16 Figuren auf den Tafeln 47/50.

Im vergangenen Jahre erschien meine vorläufige Mitteilung (21) über das im Titel genannte Thema, in welcher ich dargelegt habe, dass die Säugetiere in bezug auf die Entstehung der Geschlechtszellen, keine Ausnahme unter anderen Tieren vorstellen.

Auch bei ihnen entstehen die Genitalzellen, ebenso wie bei niedriger stehenden Tieren nicht im Keimepithel durch Differenzierung des Cölomepithels, sondern an anderen Stellen und gelangen in die Keimdrüsenanlage erst sekundär, indem sie einen weiten Weg im Mesenterium durchwandern. In letzter Zeit habe ich verschiedene Vertreter der Säugetiere untersucht und diese Resultate will ich an dieser Stelle ausführlicher mitteilen.

Es wurden von mir Embryonen von Katze (1,1 cm, $9^1/_2$ mm, 9 mm, 7 mm, 4—5 mm), Kaninchen 13 Tage, 12 Tage 19 Stunden, 12 Tage, 11 Tage, 10 Tage 5 Stunden, $9^3/_4$ Tage, $9^1/_2$ Tage, 9 Tage, 8 Tage 12 Stunden), Meerschweinchen (10 mm, 8 mm, 6 mm, 17, 15, 12, 7, 3 Segmenten) und Maulwurf (6 mm, 5 mm, 4 mm, 3 mm) untersucht. Sie waren zum Teil in Zenkerscher Flüssigkeit fixiert, hauptsächlich aber im sogenannten Zenker-Formol (Helly [13]) (Müllersche Flüssigkeit + 5 % Sublimat + 5 % Formol); Formalin wird ex tempore zur Stammlösung zugegossen. Die Fiixerung der

jüngeren Embryonen dauerte 1—3 Stunden, der älteren 3—6 Stunden.

Ein Teil der Präparate wurde in Paraffin eingebettet, ein anderer in Celloidin. Die Celloidineinbettung hatte in diesem Fall, wie überhaupt bei cytologischen Untersuchungen, viele Vorzüge, weil die Strukturbesonderheiten sich dabei besser erhalten und das Einschrumpfen der Zellkörper fast ganz ausbleibt. Dasselbe war gerade für unsere Zwecke von grosser Wichtigkeit. Die Dicke der Schnitte von den in Paraffin und in Celloidin eingebetteten Präparaten war 7 μ. Zur Herstellung der Celloidinserien diente die von mir vorgeschlagene und von W. Dantschakoff (8) verbesserte Methode des Aufklebens der Celloidinschnitte.

Zum Färben gebrauchte ich zum Teil Eisen-Hämatoxylin-Färbung, hauptsächlich aber Eosin-Azur (10 cm, 0,1 % Eosinlösung g. W. + 10 cm 0,1 % Azur II + 100 Wasser) 24 Stunden. Differenzierung in 95 % Alkohol, Xylol, Balsam.

Ein Teil der Serien wurde mir von Herrn Prof Maximoff aus seiner Sammlung freundlichst zur Verfügung gestellt. Das gab mir die Möglichkeit, meine Angaben an einer grossen Anzahl von Objekten zu kontrollieren.

In Übereinstimmung mit der neuen Lehre von der frühen Absonderung der Geschlechtszellen von den somatischen Zellen und der Existenz eines nachfolgenden Zusammenhanges der ersten Genitalzellen mit den späteren Eiern und Spermien in Gestalt der sogenannten Keimbahn könnte man in der Entwickelung der Geschlechtsdrüsen und Zellen einzelne Perioden unterscheiden. Die erste Periode — die Stamm- oder Vorgeschichte der Genitalzellen — fängt mit der ersten Absonderung der Geschlechtszellen an und dauert bis zur Formierung der Geschlechtsdrüsenanlage in Gestalt des sogen.

Keimepithels. Die zweite Periode — die Ausbildung der Keimdrüsenanlage — dauert von der Bildung des Keimepithels bis zur Erscheinung der specifischen Geschlechts zellen: Ursamenzellen oder Ureier. Die dritte Periode ist die Oo- und Spermatohistogenese.

Die letzte der drei Perioden ist am meisten erforscht worden. Es ist hier schon längst der Zusammenhang der Ursamenzellen und Ureier, die im Anfange dieser Periode auftreten, mit den späteren Eiern und Spermien verfolgt worden. Was die zweite Periode anbelangt, so ist sie das Dunkelste in der Entwickelungsgeschichte der Geschlechtsdrüsen und eine Reihe von Fragen bleibt hier noch unbeantwortet. So ist es z. B. nicht klar, ob die sogen. Primordialeier Waldeyers gänzlich in die Ureier und Ursamenzellen übergehen, wie man es gewöhnlich annimmt, oder ob aus ihnen auch noch andere Zellen der Geschlechtsdrüse entstehen (Skrobansky [25]). Diese grossen Zellen können, besonders bei der Entwickelung der männlichen Geschlechtsdrüse, ihr charakteristisches Aussehen so ändern, dass es ein Ding der Unmöglichkeit wird, sie von anderen Zellen zu unterscheiden (Rouget, Felix [11]). Das gab die Veranlassung vom Verschwinden aller (Michalkowics [14]) oder einiger Zellen (Allen [2]) und vom Entstehen einer neuen Generation der Genitalzellen zu sprechen.

Die Mehrzahl der Autoren stimmen jedoch in der Ansicht überein, dass die grossen Zellen, die in den frühesten Stadien der Entwickelung zu beobachten sind und unter den Namen Primordialeier, Ureier, Sexualzellen, Urkeimzellen, Geschlechtszellen usw. bekannt sind, direkt oder indirekt in engster Verbindung mit den späteren Geschlechtszellen stehen. Nur in der letzten Zeit erwachte der Zweifel daran, dass die grossen Zellen wirklich die primären Geschlechtszellen seien und dass sie mit den Ureiern und Ursamenzellen der späteren Stadien genetisch zusammenhängen.

Diese Frage ist natürlich von grosser prinzipieller Wichtigkeit, da die Verneinung der Bedeutung der Ureier als der primären Geschlechtszellen die Vorstellung von der Keimbahn so verändert, dass dadurch die Lehre von der Ununterbrochenheit der Generationen der Genitalzellen selbst zu grunde gerichtet wird.

Deshalb will ich die Untersuchungen, welche diese Frage anregten, näher betrachten, namentlich die vor kurzem erschienenen Arbeiten von Winimarter und Sainmont [27]), die sich ganz bestimmt gegen die Anerkennung der grossen Zellen im Keimepithel als der primären Geschlechtszellen äusserten. Die Zellen, welche während der Entwickelung der Geschlechtsdrüse bei einigen Tieren früher, bei anderen später auftreten und die von verschiedenen Autoren (Wood [28]), Beard [4—5], Allen [1—3], Nussbaum [18], Rubaschkin [20]) in letzter Zeit beschrieben worden sind, werden von Winiwarter und Sainmont für Elemente erklärt, die mit den späteren Genitalzellen (Ureiern) nichts Gemeinsames haben, sondern nur temporär hypertrophische gewöhnliche Zellen des Peritonealepithels oder der Geschlechtsstränge darstellen.

Winiwarter und Sainmont sind der Ansicht, dass diese grossen hypertrophierten Zellen nur ein ephemeres Dasein haben (la durée ephémère); bei der Katze erscheinen sie am 34. Tage post coit. (gegen 3,5 cm nach Sainmont [24]) und verschwinden am 48.—50. Tag p. c., d. h. kurz vor der Geburt. Sie bestätigen damit die früheren Angaben von Sainmont(28) selbst, dass die Ureier vor der Differenzierung des Geschlechts überhaupt nicht zu bemerken seien. Da bei diesem Verschwinden der grossen Zellen keine klaren Beweise ihrer Degeneration zu finden sind, so nehmen Winiwarter und Sainmont an: „que ces éléments constituent une forme hypertrophique passagère des cellules ordinaires“ (p. 42). Die Eier entstehen später unabhängig von den grossen Zellen durch

Differenzierung der Zellen der „cordons medullaires". Nach Winiwarter und Saimont ist also das Auftreten der grossen Zellen eine mehr oder weniger zufällige Erscheinung, und so viel es die Katze anbetrifft, treten sie sehr spät auf und existieren eine nur kurze Zeit. Die Dauer einer solchen „hypertrophie passagère" wird genau angegeben (34—38 Tage p. c.).

Wenn man diese Angaben von Winiwarter und Sainmont annehmen würde, müsste man die Katze als Ausnahme unter den Tieren betrachten, da es, wie bekannt, bei anderen Tieren bewiesen ist, dass sich das Keimepithel mit seinen grossen Zellen vor der Umwandlung der indifferenten Anlage in den Eierstock oder in die männliche Geschlechtsdrüse formiert.

Was die Genauigkeit der Bestimmung der Zeitperiode, während welcher man die Hypertrophie der Zellen im Gebiet der Geschlechtsdrüsenanlage bei den Katzenembryonen bemerkt, anbelangt, so gehen hier meine Beobachtungen mit denjenigen von Winiwarter u. Sainmont gänzlich auseinander. Wie es meine Serien zeigen, formiert sich das Keimepithel mit seinen grossen Zellen in Wirklichkeit schon viel früher, als es Winiwarter und Sainmont annehmen.

Bei Katzenembryonen sieht man vor der Geschlechtsdifferenzierung (Katzenembryonen von 1,1 cm, 1,0 cm, 0,9 cm Länge) in der Geschlechtsanlage sehr deutlich grosse Zellen, welche denselben Charakter haben wie die Ureier anderer Tiere.

Auf der ersten Abbildung (Fig. 1, Taf. 47/48) ist ein Teil eines Schnittes durch die Geschlechtsdrüsenanlage eines Katzenembryo von 1,1 cm dargestellt. Die Anlage der Drüse, die eine Verdickung der medialen Wand des Wolffschen Körpers bildet, besteht aus gewuchertem Epithel und einigen darunter gelegenen Zellschichten in Gestalt von noch nicht ganz differenzierten Strängen.

Dem allgemeinen Aussehen nach steht sie derjenigen, welche auf der IV. Tafel, 9. Zeichnung von Sainmont dargestellt ist, recht nahe und entspricht einem 24 Tage alten Embryo. In diesem Stadium sollen nach Sainmont: „les cellules des formations epithéliales ont toutes les mêmes caractères et possèdent toujours des limites bien nettes. Nous n'avons jamais rencontré parmi elles des cellules plus volumineuses, les œufs primordiaux de Waldeyer, ni dans la couche epithéliale périphérique, ni dans les cordons epithéliaux profonds“ (p. 83).

Wie die erste Abbildung zeigt, finde ich an meinen Präparaten in diesem Stadium unter den Zellen des Peritonealepithels und ebenso in den tiefer liegenden Strängen ganz deutliche grosse ruhende Zellen. Sie bestehen aus einem hellen Zellkörper und einem grossen bläschenförmigen Kern, welcher arm an Chromatin ist und ein grosses Kernkörperchen besitzt. Diese Zellen stellen hier keine Ausnahme vor, denn sie sind überall in der Geschlechtsdrüsenanlage in bedeutender Zahl vorhanden.

Bei einem Embryo von $9^1/_2$ mm besteht die mediale Oberfläche des Wolffschen Körpers aus zwei bis drei Schichten von Zellen und die Keimdrüsenanlage entspricht im allgemeinen dem Stadium, welches von Sainmont auf der Fig. 2, S. 4 (22 Tage p. c.) abgebildet ist. Wie in dem früher beschriebenen Stadium findet man auch hier an verschiedenen Stellen des Epithels grosse ähnlich gestaltete Zellen, die den Primordialeiern Waldeyers völlig entsprechen.

Dasselbe gilt auch für den 0,9 cm grossen Embryo mit dem Unterschiede, dass, der schwachen Entwickelung des ganzen Embryo entsprechend, auch das Keimepithel wenig ausgebildet ist. Auch hier findet man die grossen Zellen im Keimepithel und ausserhalb desselben.

Wie es weiter gezeigt werden wird, sind in noch viel

früheren Stadien solche grossen Zellen im Gebiet des Keimepithels vorhanden. In jüngeren Stadien kommen sie wohl spärlicher vor, in den späteren aber findet man sie in immer grösserer Menge.

Diese Angaben zeigen, dass die Katze keine Ausnahme unter den anderen Säugetieren vorstellt, wie es die Untersuchungen von Sainmont und Winiwarter und Sainmont beweisen sollten.

Bei der Katze erscheinen diese „hypertrophierten" Zellen ebenso früh wie bei anderen Tieren, d. h. lange vor Differenzierung des Geschlechts. Winiwarter und Sainmont ist es nicht gelungen, diese Zellen in jüngeren Stadien zu unterscheiden. Das gab ihnen die Veranlassung zur Annahme eines fehlerhaften Termins ihrer Erscheinung bei der Katze. Es muss anerkannt werden, dass die Existenz der grossen Zellen nicht von solcher kurzer Dauer ist, wie es Winiwarter und Sainmont beweisen wollen, sondern dass sie eine recht lange, von den allerjüngsten Entwickelungsstadien anfangende Periode einnimmt. Der Umstand, dass Winiwarter und Sainmont die beschriebenen Zellen in früheren Perioden, in denen sie in Wirklichkeit schon erscheinen, nicht erkennen konnten, zwingt uns auch die weitere Behauptung von Winiwarter und Sainmont von dem zweiten Termin, welcher das Verschwinden der grossen Zellen in späteren Entwickelungsstadien bestimmt, mit Vorsicht aufzunehmen.

Die Voraussetzung des Verschwindens der grossen Zellen, der Urgeschlechtszellen, aus der Keimdrüsenanlage, während der Differenzierung derselben, muss man mit grösster Vorsicht aufnehmen, da sich gerade in dieser Zeit die Bedingungen erfüllen, welche ein Verschwinden dieser Zellen vortäuschen können. Wie nämlich manche Beobachtungen an niederen Tieren (Selachiern) und unter anderem meine eigenen an Vogelembryonen zeigen, bleibt die Zahl der Urgeschlechtszellen bis

zur Bildung der Keimdrüsenanlage, des sogenannten Keimepithels, annähernd unverändert. Bei Entenembryonen ist die Zahl der Urgeschlechtszellen bis zum Ende des vierten Tages 84—86. Von dem fünften Tage an beginnt eine rasche Vermehrung der Zellen, so dass ihre Zahl sich schnell verdoppelt und dann weiter noch höher steigt. Zu derselben Zeit lassen sich auch die ersten Mitosen in den Urgeschlechtszellen beobachten. Während einer kurzen Frist formiert sich die Anlage der Keimdrüse, die als eine ansehnliche Verdickung an dem medialen Teil des Wolffschen Körpers erscheint und aus einer grossen Anzahl von Zellen besteht. Zugleich mit der Vermehrung der Gesamtzahl der Zellen, die die Keimdrüsenanlage bilden, ist die Verminderung der Zahl der grossen Zellen zu konstatieren. Besonders tritt dies bei der Bildung der männlichen Drüse hervor.

Wenn wir dieses rasche Anwachsen der Zellenzahl in der Keimdrüsenanlage in Betracht ziehen, so liegt die Vermutung sehr nahe, dass die späteren Generationen der Urgeschlechtszellen eine genügende Grösse gerade infolge ihrer raschen Vermehrung nicht erlangen können und dass sie dadurch das am meisten charakteristische Merkmal, nämlich die bedeutende Grösse des Zelleibes und des Zellkerns verlieren.

Wenn wir die Richtigkeit der Behauptung von Winiwarter und Sainmont von dem ephemeren Dasein der grossen Zellen nicht anerkennen, so müssen wir damit eo ipso auch ihre Vorstellung von der Natur der grossen Zellen, als von solchen, die sich bloss im Zustande einer „Hypertrophie passagère“ befinden, ablehnen.

Es muss noch darauf hingewiesen werden, dass das Erscheinen der grossen Zellen an verschiedenen Stellen des Embryo einer gewissen Regelmässigkeit unterworfen ist.

Wie die Beobachtungen über die Entstehung der Geschlechtszellen bei niederen Wirbeltieren (Beard u. a.) zeigen,

findet man diese Zellen in verschiedenen Entwickelungsstadien an verschiedenen wechselnden Stellen des embryonalen Körpers. Das Verschwinden der Zellen an einer Stelle hängt mit dem Erscheinen derselben an einem anderen Ort zusammen. So zum Beispiel findet man sie bei den Vögeln anfangs nur in der Splanchnopleura, später im Gekröse und schliesslich im Epithel des Wolffschen Körpers. Mit der Erscheinung und der Anhäufung der Zellen im Epithel vermindert sich progressiv ihre Zahl im Mesenterium (Rubaschkin). Wie es weiter angegeben wird, findet auch bei Säugetieren dasselbe statt. Nach Winiwarter und Sainmont müsste man also die Hypothese aufstellen, dass bald diese, bald jene Zellen im Embryo immer an bestimmten Stellen und in bestimmten Entwickelungsstadien der „temporären Hypertrophie" unterliegen und dass sich also entsprechend der Stadiumverschiedenheit auch die Neigung der Zellen zur Hypertrophie verändert. Bald sollten gewisse Zellen des Entoderms resp. des Mesoderms hypertrophieren, bald die des Mesenteriums oder des retroperitonealen Gebietes, endlich sollte sich diese Neigung zur Hypertrophie ausschliesslich in den Zellen der Geschlechtsdrüsenanlage offenbaren. Das alles ist aber mit der Vorstellung von der „Hypertrophie passagère" selbst gar nicht zu vereinen, denn die letztere bloss als eine mehr oder weniger zufällige Erscheinung betrachtet werden muss.

Indem ich die ganze Wichtigkeit der von Winiwarter und Sainmont berührten Frage anerkenne, kann ich folglich ihre Beweise doch keineswegs für einwandfrei erklären und halte ihre Vermutung von einer Unterbrechung der Keimbahn zwischen den primordialen und späteren Geschlechtszellen für unwahrscheinlich.

Was nun die früheste, erste Periode anbetrifft, so lasse ich hier die Wirbellosen, bei welchen sich die Geschlechtszellen in vielen Fällen schon sehr früh absondern (Sagitta, Copepoden,

Ascaris) und sich mit grosser Bestimmtheit bis zu den späteren Stadien verfolgen lassen, beiseite.

Bei den Wirbeltieren sind in dieser Beziehung noch bedeutende Lücken vorhanden. Eigenmann (9) konnte nur bei dem Cymatogaster die ersten Geschlechtszellen bis zu den frühesten Entwickelungsstadien verfolgen und nahm an, dass sie noch während des Furchungsprozesses sich absondern.

Bei den anderen Wirbeltieren kann man einen ähnlichen Ursprung der Geschlechtszellen nur theoretisch mit einiger Wahrscheinlichkeit annehmen; in Wirklichkeit werden die Geschlechtszellen als solche erst viel später erkennbar.

Bei den Selachiern (Wood, Beard, Allen) und Reptilien (Allen) erscheinen sie zuerst ausserhalb der Geschlechtsdrüsenanlage im inneren Keimblatt und von da wandern sie ins Gebiet der Geschlechtsdrüsenanlage hinüber. Bei den Amphibien (Bouin, Allen), Knochenfischen (Fedorow [10]) und bei Vögeln (Nussbaum, Rubaschkin) werden sie im Embryo erst viel später bemerkt; bei Amphibien im dorsalen Abteil des Darms, bei den Fischen und Vögeln in der Splanchnopleura. Die Schlussfolge, welche man folglich aus den zurzeit vorhandenen Angaben bekommen kann, ist die, dass die primären Geschlechtszellen (alle oder zum Teil?) ausserhalb der Geschlechtsdrüsenanlage entstehen und hierher erst secundär gelangen, indem sie aus den mehr oder weniger weit von der Geschlechtsdrüsenanlage entfernten Teilen des Embryos in dieselbe übersiedeln.

In bezug auf die Säugetiere gibt es bis jetzt keine genaueren Angaben über Befunde von Geschlechtszellen ausserhalb der Geschlechtsdrüsenanlage. Prinzipiell wird ja die Möglichkeit derselben Beziehungen, wie bei anderen Tieren, zugelassen. Tatsachen aber, welche diese Annahme bestätigen würden, fehlen.

So sagt Waldeyer (26): „die Frage, ob bei Menschen und den Säugetieren nicht auch besondere Geschlechtszellen vorhanden wären, die sich zu Ursamenzellen einerseits, zu den Ureiern andererseits fortentwickeln, ist bis jetzt kaum berührt worden; jedenfalls liegen noch keine Befunde und speziell hierauf gerichtete Untersuchungen vor."

Bühler (11) weist in der grossen gemeinschaftlich mit Felix ausgeführten Arbeit von der Entwickelung der Urogenitalien darauf hin, dass — die Genitalzellen bei den Säugetieren erst einige Zeit nach Anlage der Genitalfalte erkennbar sind . . . . und dass eine Zurückführung auf Furchungszellen demnach für die Geschlechtszellen der Säugetiere hier zur Zeit unmöglich ist. Sie stammen nach Bühler ausnahmsweise von den Cölomzellen her, sind also den sekundären Genitalzellen bei anderen Wirbeltieren gleichzustellen.

Gurwitsch (12) erkennt grundsätzlich die Existenz der gleichen Beziehungen der Keimzellen bei Säugetieren an, sagt aber, „dass die ersten Genitalzellen ganz zuerst innerhalb des Keimepithels der deutlich ausgesprochenen Geschlechtsleiste zu bemerken sind, ohne dass man imstande wäre, über ihre Vorgeschichte im embryonalen Körper irgend einen Aufschluss zu erlangen [1]".

Es sind nur zufällige Beobachtungen über einzelne grosse Zellen gemacht worden, die den Ureiern von Waldeyer ähnlich sehen, aber sich ausserhalb der Geschlechtsdrüsenanlage sich befinden.

So sahen Paladino (19) und Nagel (16) bei menschlichen Embryonen ähnliche Zellen im Gebiete des verdickten Epithels am äusseren Teile des Wolffschen Körpers (Nagel) und im Mesenterium (Paladino). Coert (7) sah, schein-

[1]) In der neuen russischen Auflage seines Werkes schliesst Gurwitsch auch die Säugetiere in die Zahl der Tiere ein, deren Geschlechtszellen ausserhalb der Geschlechtsdrüsenanlage entstehen.

bar, ebenfalls Genitalzellen ausserhalb der Geschlechtsdrüsenanlage, denn er spricht von Zellen, die den Urgeschlechtszellen ähnlich sind, aber ausserhalb des Keimepithels gelegen sind.

Der Umstand, dass bis zur letzten Zeit keine genauen Angaben über die Vorgeschichte der Genitalzellen bei den Säugetieren gemacht worden sind, kann durch die besonders grossen Schwierigkeiten erklärt werden, die die Erforschung des Urgeschlechtszellen gerade bei den Säugetieren, wie auch überhaupt bei den höheren Wirbeltieren bietet. Bei anderen Tieren (Selachiern, Amphibien, Reptilien) sind die Geschlechtszellen sehr leicht an ihren specifischen Besonderheiten zu erkennen — an der auffallenden bedeutenden Grösse und am reichen Gehalt an Dotterkörnchen, die sie im Laufe einer langen Zeit bewahren.

Deshalb sind sie hier auch schon vor verhältnismässig langer Zeit gefunden und bis zu den frühsten Entwickelungsstadien verfolgt worden (Wood, Beard, Allen, Nussbaum u. a.).

Bei Vögeln stossen wir in dieser Beziehung zum ersten Mal auf Schwierigkeiten, denn bei ihnen fehlt der eigenartige Reichtum dieser Zellen an Dotterkörnchen, der bei niedrigeren Tieren vorhanden ist. Zur Unterscheidung bleibt hier nur die bedeutende Grösse der Geschlechtszellen, der Bau des Kernes und ihr allgemeines Aussehen. Daher sind die die Vögel betreffenden Angaben der Autoren viel spärlicher und es ist bis jetzt noch nicht gelungen, bei ihnen die Genitalzellen bis zu den frühesten Stadien zu verfolgen. In dieser Beziehung verhält es sich ähnlich auch bei den Säugetieren.

Da das Hauptziel meiner Arbeit darin gipfelt, die Zellen, die zu einer bestimmten Zeit in der Keimdrüsenanlage als

primäre Geschlechtszellen auftreten, bis zu möglichst jungen Stadien zurückzuverfolgen, so scheint es mir vorteilhafter, bei der Darlegung der diesbezüglichen Befunde dem natürlichen Gange der Arbeit zu folgen und mit den späteren Stadien anzufangen, in denen die sogenannten Ureier Waldeyers zweifellos zu erkennen sind.

Bevor ich zur Schilderung meiner Befunde über die Lage der Urgeschlechtszellen bei Embryonen verschiedenen Alters übergehe, möchte ich diese Zellen zuerst im allgemeinen beschreiben, besonders zur Zeit ihres Erscheinens in der Geschlechtsdrüsenanlage als Ureier. Das ist in der Beziehung besonders wichtig, weil wir hier die Kennzeichen feststellen müssen, an denen wir die Urgeschlechtszellen in den früheren Stadien erkennen werden, wo sie sich ausserhalb der Geschlechtsdrüsenanlage befinden.

In den späteren Stadien (Embryonen vom Kaninchen 13 Tage, vom Meerschweinchen 10 mm, von Katzen 11 mm), in denen die Geschlechtsdrüsenanlage deutlich als Verdickung der Oberfläche des Wolffschen Körpers hervortritt und aus mehreren Schichten von Zellen besteht, sind an ihrer Oberfläche und in ihren tieferen Schichten charakteristische Zellen zu sehen. Sie unterscheiden sich von den anderen Zellen der Anlage durch ihre Grösse, den Bau ihres Kerns und ihre tinktoriellen Eigenschaften. Das sind die sogen. primären Geschlechtszellen (Fig. 1 u. 2, Taf. 47/48). Ihre Kerne sind von bedeutender Grösse: zwei-, dreimal so gross wie die Kerne der benachbarten anderen Zellen. Die Form des Kerns ist rund und sein Umriss nicht scharf begrenzt. Der Kern ist dem inneren Bau nach den „noyaux deutobroques" von Winiwarter sehr ähnlich. Er scheint arm an Chromatin zu sein und sieht deshalb hell aus. Durch den ganzen Kern zieht ein zartes Achromatinnetz, in dem sehr spärliche kleine Chromatinkörnchen zerstreut liegen. Im Kerne befindet sich

grösstenteils nur ein Kernkörperchen. Der Zellkörper ist bei den Urgeschlechtszellen fast immer stark entwickelt und an gut fixierten, besonders an in Celloidin eingebetteten Präparaten bildet er um den Kern herum einen breiten Saum. In späteren Stadien, in denen die Urgeschlechtszellen inmitten anderer Zellen der Geschlechtsdrüsenanlage liegen, sind sie von kugelförmiger Gestalt. Wenn sich die Genitalzellen in früheren Stadien im Mesenchym befinden, ist ihre Form nicht selten unregelmässig.

Der Zellkörper der Geschlechtszellen ist zartkörnig; dieser ist bei einigen Tieren stärker (Katze, Maulwurf), bei anderen schwächer (Meerschweinchen, Kaninchen) ausgeprägt. Der Zellkörper bleibt nach dem Fixieren in Zenkerscher Flüssigkeit und der Färbung nach Heidenhein (Eisen-Hämatoxylin) fast farblos und einförmig, da seine Körnchen sich nicht färben. Im Protoplasma sind nicht selten, besonders in früheren Stadien, kleine Vacuolen zu sehen, welche gruppenweise an verschiedenen Stellen der Zelle angehäuft sind. Im Zellprotoplasma sieht man bei dieser Färbung auch die Centriolen ganz deutlich.

Sehr charakteristisch ist das Verhalten dieser Zellen zur Farbenmischung Eosin-Azur. Nach dem Fixieren in Zenkerscher Flüssigkeit und dem Färben mit Eosin-Azur färbt sich der Zellkörper recht schwach, was besonders bei schwacher Differenzierung des Präparates durch Alkohol hervortritt. Im letzten Fall erscheinen alle Mesenchym- und Epithelzellen stark dunkelblau gefärbt, und auf diesem dunkelblauen Grunde treten auch bei schwacher Vergrösserung die hellgefärbten Geschlechtszellen deutlich hervor. Bei gewöhnlicher stärkerer Differenzierung ist die Färbung des Zellkörpers der Geschlechtszellen noch viel schwächer als diejenige aller anderen Zellen. Die Kerne verhalten sich ebenfalls anders zu den Farben als die Kerne der übrigen Zellen. Die Kerne der Epithel- und Mesen-

chymzellen färben sich mit Eosin-Azur dunkelblau, während die der primitiven Geschlechtszellen einen rötlichen Ton annehmen. Die ganze Kernmasse färbt sich rötlich mit Ausnahme des Kernkörperchens, das blau gefärbt wird. Diese Besonderheit in der Färbung der Kerne gibt den Zellen ein sehr eigenartiges Aussehen, wodurch sie sich scharf von anderen Zellen unterscheiden lassen.

Wenn die beschriebenen grossen Zellen in einer schon genügend entwickelten Geschlechtsdrüsenanlage vorkommen, dann ist es nicht schwierig, sie von den anderen Zellen auch mit gewöhnlichen Methoden zu unterscheiden. In den früheren Entwickelungsstadien aber, in denen man es mit Zellen zu tun hat, die ausserhalb der Geschlechtsdrüsenanlage liegen, ist es bei anderen Färbungen leicht möglich, sie mit anderen, ihnen ziemlich ähnlichen Zellen zu verwechseln. So weist Segw. Minot (15) auf die Möglichkeit der Verwechslung der Ureier Waldeyers mit gewöhnlichen Zellen verschiedener Art hin, deren Umfang durch beginnende Mitose vergrössert erscheint. Nach S. Minot haben die Zellen, welche unter dem Namen der Ureier beschrieben worden sind, nichts Gemeinsames mit den Geschlechtszellen, sondern sie stellen nichts anderes vor, als gewöhnliche Zellen, die infolge des Übergangs in den Teilungszustand vergrössert sind.

Diese Angaben von S. Minot, mit denen auch Sainmont einverstanden ist, sind eigentlich gegen die Anerkennung derjenigen grossen Zellen als Geschlechtszellen gerichtet, die ausserhalb der Geschlechtsdrüsenanlage in früheren Entwickelungsstadien von vielen Autoren beobachtet worden sind. Soweit es sich aber auf die früheren Stadien bezieht, sind diese Angaben nur von geringer Bedeutung, da die Geschlechtszellen zu dieser Zeit überhaupt keine Neigung zur Teilung offenbaren.

Wie die Beobachtungen von Wood, Beard u. a. zeigen,

bleiben die Zellen, welche von ihnen als primäre Geschlechtszellen beschrieben worden sind, längere Zeit in vollkommener Ruhe und teilen sich nicht.

Ähnlich verhält es sich nach meinen Befunden auch bei den Vögeln, bei denen die Karyokinese in den Geschlechtszellen erst dann einsetzt, wenn die Geschlechtsdrüsenanlage bereits im Begriff steht, sich deutlich zu formieren (bei der Ente am fünften Tage).

Bei den Säugetieren beobachtet man in den Geschlechtszellen, so lange sie sich ausserhalb der Keimdrüsenanlage befinden, keine Mitosen. Erst in viel späteren Stadien (bei Kaninchen nach dem 12. Tage) bemerkt man Teilungen in ihnen.

Auch Skrobansky weist darauf hin, dass die Teilung der „grossen kugelförmigen Kerne" bis zu einem verhältnismässig spätem Stadium nicht zu konstatieren sei (5 cm langer Schweineembryo). Damit wird die Vermutung von S. Minot, dass die Zellen, die man für extraregionäre Urgeschlechtszellen hält, gewöhnliche in Teilung sich befindliche Zellen seien, widerlegt. Diejenigen Zellen, welche als Urgeschlechtszellen im Keimepithel und ausserhalb desselben beschrieben worden sind, geben in frühen Stadien der Entwickelung keine Kennzeichen der Karyokinese und ihre Kerne befinden sich in vollkommenem Ruhezustande.

Die Möglichkeit einer Verwechslung der primären Geschlechtszellen mit sich in Teilung befindenden gewöhnlichen Zellen ist im allgemeinen nicht gross; wenn man aber die Beschaffenheit des Protoplasmas der primären Geschlechtszellen und ihre tinktoriellen Besonderheiten in Betracht zieht, so ist diese Möglichkeit schon ganz und gar ausgeschlossen. Die Natur der grossen Zellen, die in früheren Entwickelungsstadien in oder ausserhalb des Keimepithels gelegen sind und Merkmale des Teilungsprozesses darbieten, bleibt immer zweifelhaft. Sie können für primäre Genitalzellen jedenfalls nur dann

gehalten werden, wenn alle anderen Eigenschaften der Geschlechtszellen vorhanden sind.

Schwieriger ist es, die Geschlechtszellen von den grossen Lymphocyten zu unterscheiden; das gilt eigentlich von den Stadien, in denen die primären Geschlechtszellen ausserhalb der Geschlechtsdrüsenanlage liegen. Bei der Mehrzahl der gewöhnlichen Färbungen kann man sie voneinander nur durch die Verschiedenheit der Kernstruktur unterscheiden. Bei den Lymphocyten sind die Kerne chromatinreicher als bei den Geschlechtszellen und das Chromatin ist viel regelmässiger in Gestalt zahlreicher Körnchen im Kerne verteilt. Eine genauere Unterscheidung dieser Zellen ist aber nur durch die Färbung mit Eosin-Azur (nach Fixierung in Zenkerscher Flüssigkeit) möglich, weil das Verhalten der primitiven Genitalzellen und der Lymphocyten zu derselben ganz verschieden ist. Das Protoplasma der ersten bleibt fast farblos oder nimmt eine schwache rot-blaue Farbe an, während das Protoplasma der Lymphocyten eine deutliche Basophilie zeigt und sich dunkelblau färbt. Diese Differentialfärbung ist in vielen Fällen von ausschlaggebender Bedeutung.

Auf den oben angezeigten Stadien finden wir die primären Geschlechtszellen fast ausschliesslich im Gebiete der Geschlechtsdrüsenanlage. Nur einzelne sehr spärliche Zellen treten bei den Embryonen dieses Alters ausserhalb der Geschlechtsdrüse auf.

Kaninchenembryonen von 12 Tagen, 11 Tagen, Embryonen vom Meerschweinchen 8 mm, 6 mm Länge, vom Maulwurf 6 mm und 5 mm, von der Katze 7 mm und 5 mm (Fig. 3, 4, 5, 6, Taf. 47/48).

Bei den älteren Embryonen dieser Gruppe (Embryonen vom Kaninchen 12 Tage, vom Meerschweinchen 8 mm, vom Maulwurf 6 mm, von der Katze 7 mm) bildet die Region der Geschlechtsdrüsenanlage noch keine deutliche Verdickung an

der medialen Oberfläche des Wolffschen Körpers. In diesem Gebiete besteht das Epithel aus einer oder zwei Schichten von Zellen. Dieselben haben eine leicht längliche, cylindrische Form (Fig. 3, Taf. 47/48 u. a.) mit ovalen oder rundlichen kleinen Kernen und im Vergleich mit dem Peritonealepithel der benachbarten Teile sind die Zellen dieser Oberfläche des Wolffschen Körpers etwas grösser und höher. Unter den Peritonealepithelzellen in der Region der Geschlechtsdrüsenanlage kommen ferner Zellen vor, die sich durch ihre ansehnliche Grösse und durch ihre hellen, grossen Kerne von den anderen ,Zellen scharf unterscheiden. Grösstenteils liegen sie im Epithel, zwischen seinen Zellen, oder unmittelbar unter demselben im Mesenchym. Dem Aussehen und den tinktoriellen Eigenschaften nach (Eosin-Azur) stimmen sie vollkommen mit den Zellen überein, welche oben bei älteren Embryonen in einer schon gebildeten Geschlechtsdrüsenanlage als primäre Geschlechtszellen beschrieben worden sind.

Bei Untersuchung des Mesenchyms der benachbarten Teile, namentlich des Retroperitonealgebietes und der Mesenteriumwurzel, findet man grosse Zellen, welche denen, die im Peritonealepithel der Geschlechtsdrüsenanlage vorkommen, völlig ähnlich sind.

Die Fig. 3, Taf. 47/48 stellt einen Schnitt durch einen 12 tägigen Kaninchenembryo vor (Färbung mit Eosin-Azur). Direkt unter den Epithelzellen der medialen Oberfläche des Wolffschen Körpers tritt eine grosse Zelle hervor. Im Vergleich mit den benachbarten Zellen des Epithels und des Mesenchyms, die ziemlich stark mit Eosin-Azur gefärbt sind, fällt sie durch ihre schwache, blasse Färbung auf. Der Kern dieser Zelle übertrifft alle anderen durch seine Grösse. Im Protoplasma sind kleine Vacuolen zu sehen. Ausser dieser Zelle sind noch zwei grosse Zellen von denselben Eigenschaften vorhanden, die aber weiter vom Epithel entfernt sind

und zwischen den Mesenchymzellen in der Wurzel des Mesenteriums liegen.

Ausser Zellen, die ziemlich weit vom Epithel sich befinden, wie es auf der Fig. 3 dargestellt ist, findet man dieselben Zellen auch an verschiedenen Stellen im Mesenchym zwischen der Gekrösewurzel und dem Geschlechtsdrüsenepithel.

Auf der Fig. 4, Taf. 47/48 ist ein Schnitt durch einen Meerschweinchenembryo von 8 mm im Niveau des 22. Segmentes dargestellt. Man sieht zwei grosse Zellen im Epithel des Wolffschen Körpers, zwei andere liegen weiter von ihm zwischen den Mesenchymzellen.

Ähnliche Beziehungen zeigen auch andere von mir untersuchte Tiere. Bei Katzenembryonen von 7 mm und bei Maulwurfembryonen von 6 mm sieht man die Urgeschlechtszellen im Gebiete des Epithels der Geschlechtsdrüsenanlage; ausserdem findet man gewöhnliche Zellen auch ausserhalb derselben, vorzugsweise im Mesenchym des Retroperitonealgebietes.

Bei jüngeren Embryonen dieser Gruppe (11 tägiges Kaninchen, Meerschweinchen 6 mm, Maulwurf 5 mm, Katze 5 mm) finden wir im allgemeinen dasselbe. Da sieht man in der Region der medialen Oberfläche des Wolffschen Körpers zwischen den Epithelzellen und unter denselben, wie im oben geschilderten Stadium, grosse Zellen von eigenartigem Aussehen und von charakteristischen Eigenschaften. Ähnliche Zellen treten auch ausserhalb des Keimepithels im Mesenchym auf. Im Vergleich mit den früher beschriebenen Stadien besteht der Unterschied nur in der Topographie dieser Zellen. Hier finden wir sie im Epithel des Wolffschen Körpers überhaupt in bedeutend geringerer Anzahl, dagegen kommen sie im Gekröse viel zahlreicher vor. Ausserdem verteilen sie sich nicht wie bei den älteren Embryonen hauptsächlich im Retroperitonealgebiete der Gekröse-

wurzel, sondern sie erscheinen häufiger und vorzugsweise in den tieferen Teilen derselben. Die besprochenen grossen Zellen (Textfig. 1, welche eine Kombination zweier Schnitte eines 11 tägigen Kaninchenembryo darstellt) befinden sich zu dieser Zeit hauptsächlich zwischen der Mesenteriumwurzel und der dorsalen Darmwand, indem sie sich grösstenteils unter den Zellen des Mesenchyms verteilen und zum Teil im Peritonealepithel des Gekröses. Fig. 5 u. 6, Taf. 49/50 zeigen diese Ver-



Textfigur 1.
Querschnitt durch den Kaninchenembryo von 11 Tagen. Uz Urgeschlechtszellen.

hältnisse beim Meerschweinchen (6 mm) und Katze (5 mm).

Alle diese Zellen, die im Gebiete des Epithels der Geschlechtsdrüsenanlage und ausserhalb derselben in verschiedenen Teilen des Mesenteriums liegen, sind sowohl nach ihren morphologischen als auch nach ihren tinktoriellen Eigenschaften untereinander vollkommen identisch und dies weist schon mit genügender Bestimmtheit darauf hin, dass wir es hier mit ein und derselben Art von Zellen zu tun haben, die sich nur in bezug auf ihre topographische Lage unterscheiden. Diese Behauptung wird besonders noch durch den Vergleich der Verteilung der beschriebenen Zellen bei Embryonen von

verschiedenem Alter bekräftigt. Bei älteren und jüngeren Embryonen befinden sich, wie gesagt, die grossen Zellen teils im Epithel des Wolffschen Körpers, teils im Mesenterium; doch die Zahl derselben im Epithel und im Gekröse ist bei Embryonen von verschiedenem Alter nicht gleich. Im allgemeinen verteilen sich die grossen Zellen bei Meerschweinchenembryonen von 8 mm, Kaninchenembryonen von 12 Tagen, Maulwurfembryonen von 6 mm, Katzenembryonen von 7 mm in der Weise, dass sie in der cranialen Abteilung der Geschlechtsdrüsenanlage fast ausschliesslich im Epithel vorkommen, während man sie weiter hinten auch im Mesenterium findet, wobei ihre Zahl in caudaler Richtung immer zunimmt.

Das Gebiet der Geschlechtsdrüsenanlage erstreckt sich beim Meerschweinchenembryo von 8 mm vom 15. bis zum 23. Segment. Im Niveau des 15., 16. und 17. Segmentes sieht man eine bedeutende Menge der grossen Zellen (45) im Epithel der medialen Oberfläche des Wolffschen Körpers und unter ihm und nur eine einzige Zelle konnte ich ausserhalb desselben in der Wurzel des Mesenteriums finden. In den mehr caudalen Teilen, vom 18. Segment angefangen, trifft man die grossen Zellen in der Gekrösewurzel öfter und auch im Gekröse selbst. Auf dem Niveau des 21. und 22. Segmentes ist die Zahl der im Epithel und ausser demselben liegenden Zellen annähernd gleich.

Beim Maulwurfembryo von 6 mm sieht man vom 15. bis zum 20. Segmente gar keine grossen Zellen ausserhalb der Geschlechtsdrüsenanlage. Nur vom 20. Segment angefangen findet man sie ausserhalb derselben, indem die Zahl der Zellen in caudaler Richtung zunimmt.

Das Verhältnis in der Verteilung der beschriebenen Zellen bei den Kaninchenembryonen von 11 Tagen, Meerschweinchenembryonen von 6 mm, Katzenembryonen von 5 mm, Maulwurfembryonen von 6 mm unterscheidet sich von demjenigen der

oben geschilderten Stadien. Bei Meerschweinchen von 6 mm (33 Segmente) kommen diese Zellen ebenso wie bei Meerschweinchen von 8 mm vom 15. bis zum 23. Segment vor. Auf der Höhe des 15., 16. und 17. Segmentes, wo bei dem Embryo von 8 mm fast gar keine Zellen ausserhalb der Keimdrüsenanlage zu entdecken sind, treten sie bei dem Embryo von 6 mm in einer ansehnlichen Quantität auf. Die Gesamtzahl der Zellen, die sich im Epithel des Wolffschen Körpers befinden, ist bei diesem Embryo 26; ausserhalb des Wolffschen Körpers im Mesenterialgewebe zählte ich 16. Die Zahl der Zellen wird auf den in caudaler Richtung weiterfolgenden Höhen im Mesenterium immer grösser. Auf der Ebene des 18., 19. und 20. Segmentes ist die Zahl der Zellen im Epithel und der im Mesenterium gleich; im Niveau des 22. und 23. Segmentes übertrifft die Anzahl der letzteren die der ersten.

Genau so verhält es sich auch bei Maulwurfembryonen von 5 mm. Zum Unterschiede von dem 6 mm langen Embryo ist hier die Zahl der Zellen im Epithel und im Mesenterium im Niveau des 15. und 16. Segmentes fast gleich (7 und 8); nach hinten zu im Niveau des 17. und 18. Segmentes übertreffen die letzten die ersten an der Zahl (12 und 13). In den mehr caudal liegenden Ebenen wird der Unterschied zugunsten der im Mesenterium sich befindenden Zellen noch viel auffallender.

Bei dem zu dieser Gruppe gehörenden Katzenembryo sind die Beziehungen im allgemeinen dieselben, aber mit dem Unterschiede, dass im Epithel des Wolffschen Körpers sehr wenig Zellen vorhanden sind. Nur in den vorderen Partien bis zum 17. Segment kommen spärlich Zellen im Epithel vor. In den mehr caudal liegenden Teilen, vom 17. bis zum 22. Segment, findet man die Zellen ausschliesslich ausserhalb der Geschlechtsdrüsenanlage, hauptsächlich in den tiefer liegenden Schichten des Mesenteriums (Fig. 6, Taf. 47/48).

Fig 1
Uz
EW
Uz

Fig 2
EW
Uz

Fig 3
Uz
EW
M
Uz

Fig 4
Uz
Uz
EW

Fig 5
A
Uz
Uz
Uz
Uz
M

Fig 6
Uz
M
Uz
Uz

Fig 7
A
Uz
Uz
D

Kgl. Univers. Steindruckerei H. Stürtz A.G. Würzburg.
Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden

Wir finden also auf diese Weise in den beschriebenen Stadien die besprocsenen Zellen im Wolffschen Körperepithel, in der Wurzel des Mesenteriums und im letzteren selbst.

Entsprechend ihrem Auftreten an dem einen Ort konstatiert man ihr Verschwinden an einem anderen. Wenn sie demzufolge im Epithel des Wolffschen Körpers zahlreich vorhanden sind (beim Meerschweinchenembryo von 8 mm auf Höhe des 15., 16. und 17. Segmentes befinden sich von 46 Zellen 45 im Gebiete der Geschlechtsdrüsenanlage), so trifft man sie in den entsprechenden Teilen des Mesenteriums gar nicht oder fast gar nicht. Im Gegenteil, wenn sie im Epithel spärlicher vorkommen (beim Meerschweinchenembryo von 6 mm befinden sich von 42 Zellen auf dem Niveau des 15., 16. und 17. Segmentes 26 im Epithel und 16 im Gekröse), dann sind sie in grosser Menge im Mesenterium vorhanden. Ein ähnliches Verhältnis findet man auch in den caudalen Teilen des Embryo. Hier fällt die Verminderung der Zahl der Zellen im Gekröse mit dem Wachsen derselben in der Geschlechtsdrüsenanlage zusammen. Alles dieses weist darauf hin, dass wir es wirklich mit ein und denselben Zellen zu tun haben, die sich zu verschiedener Zeit in verschiedenen Orten befinden.

Wenn wir die grossen Zellen, welche sich in der Region des Epithels der medialen Oberfläche des Wolffschen Körpers befinden, für primäre Geschlechtszellen halten, so müssen wir auch diejenigen, ihnen vollkommen ähnlichen Zellen als solche anerkennen, die ausserhalb der Anlage im Gekröse liegen.

Dementsprechend können wir, mit der Terminologie von Felix übereinstimmend, bei den beschriebenen Embryonen erstens „regionäre Geschlechtszellen“ und zweitens „extraregionäre Zellen“ in verschiedenen Teilen des Mesenteriums unterscheiden.

Die Zahlenverhältnisse der extraregionären und regionären Zellen bei Embryonen verschiedener Art führen uns zur Anerkennung einer Migration der extraregionären Zellen in der Richtung nach dem Gebiete des Epithels des Wolffschen Körpers. Am Anfange der geschilderten Periode erscheinen die primären Geschlechtszellen im Mesenterium in seinen tieferen Teilen. Hierauf durchwandern sie einen ziemlich weiten Weg (besonders beim Kaninchen, bei dem das Gekröse lang ist) im Mesenterium, indem sie sich zwischen den Zellen des Mesenchyms hindurchzwängen und zu den dorsalen Teilen des Gekröses, zu seiner Wurzel gelangen. Schliesslich erscheinen sie im Epithel der medialen Oberfläche des Wolffschen Körpers. Diese Verlagerung tritt für jede einzelne Urgeschlechtszelle zu verschiedener Zeit ein, so dass in dem Moment, wo einige Zellen ihr Ziel bereits erreicht haben, andere sich noch im Mesenterium auf dem Wege dahin befinden.

Es ist wichtig zu entscheiden, auf welche Weise die Verlagerung der primären Geschlechtszellen geschieht; ob sie die Folge einer Verschiebung des entsprechenden Bezirkes des Embryo während seines Wachstums ist, oder ob diese Erscheinung aktiver Natur ist und mit Hilfe der amöboiden Bewegungen der Zellen selbst erfolgt. Allem Anscheine nach trifft beides zu, doch geschieht die Verlagerung der Mehrzahl der Urgeschlechtszellen vorzugsweise durch ihre amöboiden Bewegungen.

An Celloidinpräparaten, wo die künstliche Deformation der Zellen bis zum möglichsten Minimum reduziert erscheint, treten die Kennzeichen der amöboiden Bewegungen deutlich hervor. An vielen im Mesenterium liegenden Zellen (Fig. 4, 6, 7, Taf. 47/48) sieht man ganz deutlich, dass ihr Zelleib keine regelrechte ovale Form besitzt, sondern mit kleinen protoplasmatischen Vorsprüngen und Ausläufern versehen ist. Dies gibt ihm das Aussehen einer amöboid sich bewegenden Zelle.

Nur ist es nicht ganz klar, was mit den Zellen, welche

auf ihrem Wege im Mesenterium in das Deckepithel des letzteren gelangen, weiter geschieht.

Ein Fall ist oben bei einem 11 tägigen Kaninchenembryo angegeben. Ähnliches kommt auch bei anderen Embryonen vor. Besonders oft trifft man die primären Geschlechtszellen im Epithel des Gekröses beim Meerschweinchen und Maulwurf, höchst wahrscheinlich wegen der im allgemeinen geringen Grösse des Mesenteriums bei diesen Tieren.

Diese Zellen, welche in das Epithel des Mesenteriums hineingeraten sind, nehmen eine sphärische Form an und sehen den Geschlechtszellen, die schon im Epithel der Geschlechtsdrüsenanlage liegen, sehr ähnlich. Es ist möglich, dass sie sich in diesen Fällen zusammen mit dem Epithel des Mesenteriums fortbewegen. Es scheint aber, dass auch die Möglichkeit eines Austretens der Geschlechtszellen wieder in das Gewebe des Mesenteriums zurück mit nachfolgender weiterer aktiver Fortbewegung nicht ausgeschlossen ist. Jedenfalls ist eine solche passive Fortbewegungsart der Geschlechtszellen, wenn sie überhaupt vorkommt, von geringerer Bedeutung, denn sie kann sich nur auf einzelne Zellen beziehen. Zudem können die Zellen ins Epithel des Gekröses schliesslich doch nur durch aktive Wanderung aus dem Mesenchym des Mesenteriums hineingelangen, denn wie es weiter gezeigt werden wird, befinden sich auf jüngeren Entwickelungsstadien im Gekröseepithel keine Geschlechtszellen.

Der weiteren Schilderung liegen nur Embryonen von Kaninchen und Meerschweinchen zugrunde, weil es mir vorläufig nicht gelungen ist, eine genügend volle Serie von jüngeren Katzen- und Maulwurfembryonen zu bekommen, die mir die Möglichkeit gegeben hätte, die Verteilung der Urgeschlechtszellen auch hier Schritt für Schritt zu verfolgen.

Kaninchenembryo von 10 Tagen 5 Stunden (Fig. 7, Taf. 47/48 und Fig. 8, Taf. 49/50).

Bei diesem Kaninchenembryo (30 Segmente) liegen die primären Geschlechtszellen viel tiefer und viele von denselben sind noch weiter vom Epithel des Wolffschen Körpers entfernt. Die regionären Zellen, welche im Epithel des Wolffschen Körpers erscheinen, kommen hier nur als Ausnahme vor. Die Mehrzahl der Urgeschlechtszellen befindet sich im dorsalen, hauptsächlich aber im ventralen Teile des Mesenteriums. Die Region der Verbreitung der primären Geschlechtszellen entspricht hier dem hinteren Darm. Sie kommen von der hinteren Darmpforte an im Mesenterialgewebe vor. Besonders zahlreich treten sie im Gebiete der Coecumanlage und des nach hinten folgenden Abschnittes auf. In dem vorderen Teile der Coecumanlage ist die Verbreitung der Urgeschlechtszellen derjenigen ähnlich, die wir beim 11 tägigen Kaninchenembryo gesehen haben. Einen kleinen Teil der Zellen bemerken wir im Epithel des Wolffschen Körpers, am zahlreichsten aber sind sie im Mesenterium. Hier (Fig. 7, Taf. 47/48) sehen wir sie entweder zwischen den Mesenchymzellen oder im Peritonealepithel des Mesenteriums. Einige von den ausserregionären Zellen befinden sich tief im Mesenterium in der Nähe der dorsalen Darmwand.

Etwas weiter nach hinten beobachtet man solch eine tiefe Lage der primären Geschlechtszellen öfters, und vom Gebiete der Coecumanlage angefangen trifft man neben den grossen Zellen im dorsalen Abschnitte des Gekröses ebensolche Zellen in der unmittelbaren Nähe des Darmes, in dem umgebenden Mesenchym. Die Fig. 8, Taf. 49/50 zeigt einen Teil eines Schnittes durch einen Kaninchenembryo von 10 Tagen 5 Stunden im Niveau des 18. Segmentes. Dieser Schnitt enthält den Darm und den ventralen Teil des Gekröses. Zwischen

den Zellen des Mesenchyms, das den Darm umschliesst und unter ihm liegt, finden wir Zellen, welche von allen anderen sich durch ihre Grösse und Form unterscheiden. Das sind Zellen von derselben Art, wie wir sie bei demselben Embryo in den dorsalen Teilen des Mesenteriums als primäre Geschlechtszellen beschrieben haben.

Die Fig. 8, Taf. 49/50 zeigt, dass einige Zellen verhältnismässig weit vom Darmepithel zwischen den Zellen des Mesenchyms im Gekröse liegen, andere wiederum erscheinen unmittelbar unter und dicht neben dem Epithel.



Textfigur 2.
Querschnitt durch den Kaninchenembryo von 10 Tagen 5 Stunden. Uz Urgeschlechtszellen.

Auf diesem Stadium kommen also die primären Geschlechtszellen teils an denselben Stellen wie in den oben beschriebenen späteren Stadien vor, teils treffen wir sie an einer neuen Stelle, — in den tieferen Schichten des Mesenteriums, ventral vom Darm.

Der allgemeine Charakter ihrer Verbreitung ist auf der Textfigur 2 dargestellt.

Nun ist die Frage, wo befinden sich die Urgeschlechtszellen in den noch jüngeren Entwickelungsstadien?

Embryonen vom Kaninchen von 9 Tagen 18 Stunden (22 Segmenten) und vom Meerschweinchen von $4^1/_2$ mm (22 Segmenten) (Fig. 9 und 10, Taf. 49/50).

Wenn wir bei diesen Embryonen die Region untersuchen, die topographisch derjenigen entspricht, wo wir bei den älteren Embryonen die Urgeschlechtszellen gefunden haben, so finden wir folgende Verhältnisse. Ähnlich, wie es bei dem Kaninchenembryo von 10 Tagen 5 Stunden (30 Segmente) beschrieben ist, treten die grossen Zellen bei diesen Embryonen in der Umgebung des Darmes auf; einige von ihnen liegen dicht dem Darmepithel an, andere befinden sich in einiger Entfernung von demselben zwischen den Mesenchymzellen (Fig. 9, Taf. 49/50). Es ist beachtenswert, dass die Gesamtmenge der im Mesenchym liegenden Zellen im Vergleich mit den älteren Embryonen kleiner zu sein scheint.

Ausser den Zellen, die in dem den Darm umgebenden Mesenchym liegen, lassen sich ganz ähnliche Zellen in einem anderen Ort, nämlich im Darmentoderm entdecken. Die Untersuchung des Darmepithels selbst zeigt eine ganz eigentümliche Zusammensetzung desselben. Zwischen den cylindrischen Epithelzellen mit den kleinen, zum Teil runden, zum Teil ovalen Kernen, treten in einer grossen Anzahl grosse Zellen hervor, deren Aussehen sehr charakteristisch ist und dem Aussehen der im Mesenchym liegenden Zellen vollkommen entspricht. Sie lassen sich durch ihre grossen Dimensionen, durch ihre grossen Kerne mit grossen Kernkörperchen und durch das spezifische Verhalten zur Eosin-Azurfärbung ganz leicht von den Epithelzellen des Darmes unterscheiden (Fig. 10, Taf. 49/50). Bei der Eosin-Azurfärbung bleibt nämlich der Zelleib dieser Zellen fast ungefärbt, während die Körper der Epithelzellen sich tief blau färben. Der Kern nimmt bei dieser Färbung eine rötliche Farbe ein. Wir finden also bei diesen im Darmentoderm liegenden grossen Zellen alle Merkmale, welche den

Urgeschlechtszellen der oben beschriebenen Stadien eigentümlich sind.

Die Identität dieser grossen im Darmentoderm liegenden Zellen mit denen, die ausserhalb desselben im Mesenchym sich befinden, lässt auch noch daraus erkennen, dass man Beweise dafür finden kann, dass die letzteren aus den ersten entstehen. Man beobachtet nämlich nicht selten Erscheinungen der Migration an den grossen Zellen; sie wandern aus dem Entoderm in das umgebende Mesenchym. Ausser Zellen, die dem Epithel dicht anliegen, wie es auf Fig. 10 ersichtlich ist, trifft man auch solche Zellen, deren Zelleib mit einem Teil noch im Epithel liegt, während er mit einem anderen schon aus dem Epithel hervorragt, d. h. man findet Zellen, die gerade im Moment ihrer Emigration aus dem Darmepithel fixiert sind.

Was nun die Verteilung dieser grossen Zellen anbelangt, so unterscheiden sich diese beiden Embryonen voneinander. Obwohl die beiden Embryonen eine gleiche Zahl von Segmenten besitzen ,unterscheiden sie sich doch voneinander durch ihre Gesamtentwickelung. Der Embryo vom Meerschweinchen ist etwas weiter entwickelt als der vom Kaninchen und er steht im Vergleich mit den Kaninchenembryonen in der Mitte zwischen dem Kaninchenembryo von 10 Tagen 5 Stunden (30 Segmente) und dem von 9 Tagen 18 Stunden (22 Segmenten). Bei dem Meerschweinchenembryo mit 22 Segmenten ist das Mesenterium schon gebildet und der Enddarm liegt etwas entfernt von der hinteren Rumpfwand. Der Darm ist schon fast auf der ganzen Ausdehnung geschlossen. Bei dem Kaninchenembryo mit 22 Segmenten ist das Mesenterium noch fast gar nicht entwickelt und der Enddarm liegt in Gestalt eines Rohres der hinteren Rumpfwand an. Der Darm ist von der Mitte des 10 bis zur Mitte des 12. Segmentes offen.

Dem Unterschied im Entwickelungsgrad entsprechend tritt ein Unterschied auch in bezug auf die Topographie der beschrie-

benen grossen Zellen hervor. Bei dem Meerschweinchenembryo mit 22 Segmenten findet man diese Zellen in der Region vor der Coecumanlage und im Gebiete der letzteren selbst ausschliesslich nur in dem den Darm umgebenden Mesenchym. Im Darmentoderm findet man in diesem Gebiete keine grossen Zellen. Im Entoderm fangen diese letzteren erst hinter der Coecumanlage vorzukommen an.

Bei dem Kaninchenembryo mit 22 Segmenten, der, wie gesagt, etwas jünger aussieht, verteilen sich die grossen Zellen etwas anders. Während man beim Meerschweinchenembryo mit 22 Segmenten im Gebiete der Coecumanlage keine Zellen im Darmentoderm findet, treffen wir bei dem Kaninchenembryo die im Entoderm liegenden Zellen von der Coecumanlage selbst angefangen. Das Coecumepithel enthält auch die grossen Zellen.

Diesen Unterschied in der Verteilung der grossen Zellen bei den beiden Embryonen kann man nur durch die Annahme erklären, dass die grossen Zellen bei dem Meerschweinchen das Entoderm im Gebiete der Coecumanlage schon verlassen haben und in das umgebende Mesenchym emigriert sind, während der Kaninchenembryo in der Periode sich befindet, wo die Emigration der Zellen aus dem Entoderm der Coecumanlage noch nicht abgeschlossen ist.

Bei allen diesen, wie auch bei jüngeren Embryonen, können wir keine Urgeschlechtszellen im Cölomepithel finden; dies ist nur in den älteren Stadien zu beobachten. Diese Tatsache bestätigt den früher geäusserten Schluss, dass die Zellen, welche sich später im Epithel des Mesenteriums entdecken lassen, nicht im Epithel selbst entstehen, sondern in dasselbe auf sekundärem Wege aus dem Mesenchym gelangen.

Auf diese Weise zeigen beide Embryonen vom Kaninchen und Meerschweinchen, dass die primären Geschlechtszellen, die wir bis ins Mesenchymgewebe des

Gekröses verfolgen können, ihren ersten Ursprung im Entoderm des Enddarms haben.

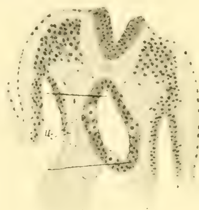
Was die allerfrühesten Stadien anbelangt, so treten hier beim Kaninchen und beim Meerschweinchen einige Unterschiede auf. Dieselben hängen vom verschiedenen Bildungsmodus des Enddarms bei den beiden Tieren ab und äussern sich eigentlich nur im zeitlichen Unterschiede des Erscheinens der Urgeschlechtszellen in der einen oder der anderen Region.

Bei beiden Tierarten ist ein Unterschied in der Zeit des Schlusses der Darmfalten und der Absonderung des Enddarms vorhanden. Während beim Kaninchenembryo der Darm im Stadium von 22 Segmenten noch auf einer gewissen Länge offen bleibt, ist er beim Meerschweinchen mit 15 Segmenten schon fast ganz geschlossen. Im Zusammenhang mit der früheren Absonderung des Endoderms und mit der früheren Bildung des Mesenteriums, findet die Migration der Geschlechtszellen in dorsaler Richtung beim Meerschweinchen früher statt. Dementsprechend sind die topographischen Beziehungen der Geschlechtszellen beim Kaninchen und Meerschweinchen auf demselben Entwickelungsstadium verschieden. Diesen Unterschied haben wir schon beim Meerschweinchenembryo mit 22 Segmenten bemerkt, welcher nach der Verteilung der primären Geschlechtszellen dem Kaninchenembryo mit mehr als 22 Segmenten entspricht. Ähnliches finden wir auch bei jüngeren Embryonen: dieselben topographischen Beziehungen, die beim Kaninchen mit 22 Segmenten vorhanden sind, finden wir beim Meerschweinchen mit 17 und 15 Segmenten; Kaninchenembryonen mit 19 und 18 Segmenten entsprechen Meerschweinchenembryonen mit noch geringerer Zahl der Segmente usw.

Aus diesem Grunde wird es bequemer sein, im folgenden die Embryonen von Kaninchen und von Meerschweinchen besonders zu beschreiben.

Meerschweinchenembryonen mit 17 und 15 Segmenten (Fig. 11, Taf. 49/50).

Diese beiden Embryonen nähern sich in der Verteilung der Urgeschlechtszellen dem Kaninchenembryo mit 22 Segmenten (9 Tage 18 Stunden alt). Der Enddarm hat sich bei beiden Embryonen schon abgesondert. Das Darmentoderm gleicht in seiner Zusammensetzung demjenigen beim Meerschweinchenembryo mit 22 Segmenten. Von der Coecumanlage angefangen, bemerken wir zwischen den Zellen des Enddarmepithels grosse eigenartige Zellen, wie es die Fig. 11, Taf. 49/50



Textfigur 3.
Querschnitt durch den Meerschweinchenembryo mit 12 Segmenten. (Gleich nach 12 Segmenten.) Ein Teil der durch zwei Linien umgrenzt ist, auf Fig. 12, Taf. 49/50 abgebildet. Uz Urgeschlechtszellen.

zeigt. Ihre Zahl wächst stark nach hinten zu, wo sie in grosser Menge vorkommen und auf jedem Durchschnitte in grosser Zahl zu sehen sind. Wie auf dem Stadium mit 22 Segmenten, nimmt auch hier die Region ihrer Verbreitung nicht den ganzen Darm ein, sondern der hinterste Teil der letzteren enthält keine solche Zellen. Eine kleine Anzahl der Zellen befindet sich ausserhalb des Epithels (Embryo mit 17 Segmenten) unter demselben zwischen den Mesenchymzellen.

Die zwei folgenden jüngeren Embryonen von Meerschweinchen mit 12 und mit 7 Segmenten unter-

scheiden sich von den oben beschriebenen dadurch, dass bei ihnen der Darm nicht auf der ganzen Länge geschlossen ist.

Beim Embryo mit 12 Segmenten (Fig. 12) liegt die vordere Darmpforte auf der Höhe des 6. Segmentes, die hintere aber gleich hinter dem 12. Segment im unsegmentierten Teile des Embryo. Im geschlossenen Abschnitte des Enddarms finden wir im allgemeinen dieselben Beziehungen wie beim Embryo mit 15 Segmenten. Ein Teil des Darmentoderms, der auf der Zeichnung (Textfig. 3) durch zwei Linien umgrenzt ist, ist auf der Fig. 12, Taf. 49/50) bei starker Vergrösserung dargestellt.

Zwischen den Epithelzellen des Darmes liegen hier grosse Zellen, welche mit den Urgeschlechtszellen der späteren Stadien identisch sind. Ein wenig weiter nach vorn von der abgebildeten Stelle öffnet sich der Darm. Die primären Geschlechtszellen befinden sich im Entoderm bis zu der hinteren Darmpforte und die Region ihrer Verbreitung beschränkt sich nur auf dem geschlossenen Darmteil. Die Urgeschlechtszellen verteilen sich hinter dem 12. Segmente.

Ebenso wie bei den Meerschweinchenembryonen mit 22, 17, 15 Segmenten ist der hintere caudalste Teil des Enddarms hinter der Harnblasenanlage frei von Urgeschlechtszellen.

Der geschlossene Teil des Enddarms ist 0,45 mm lang (65 Schnitte à 7 μ); auf einer Ausdehnung von 0,35 mm (50 Schnitte à 7 μ) finden wir die primären Geschlechtszellen; im hintersten Abschnitt, im Bereich der letzten 10 mm (15 Schnitte à 7 μ) sind keine Geschlechtszellen zu bemerken.

Auf diese Weise ist dieser Meerschweinchenembryo einem 9 Tage 18 Stunden alten Kaninchenembryo (22 Segmente) analog, da bei beiden die Urgeschlechtszellen sich im geschlossenen Teile des Entoderms, im Enddarmepithel befinden.

Ein junger Meerschweinchenembryo mit 7 Seg-

menten (Textfig. 4 und Fig. 13, Taf. 49/50) ist dadurch besonders interessant, dass bei ihm der grösste Teil des Entoderms noch offen bleibt und nur der hintere kleine Abschnitt geschlossen ist und den Enddarm von 0,084 mm Länge (12 Schnitte à 7 μ) darstellt. Der andere Teil des Entoderms mit Ausnahme des Schlunddarms bleibt offen. Der geschlossene Teil des Entoderms befindet sich im hinteren Abschnitte des Embryo, caudal von dem Ende des Nervenrohres, in der Region des sogenannten Primitivstreifenrestes. Im abgesonderten Enddarm finden wir dieselben Beziehungen wie beim Embryo mit



Textfigur 4.

Querschnitt durch das hintere Ende des Meerschweinchenembryo mit 7 Segmenten. Ein Teil, der durch zwei Linien begrenzt ist, auf Fig. 13, Taf. 49/50 abgebildet.

22 Segmenten. Zwischen den Zellen des Darmentoderms sehen wir grosse helle eigenartige Zellen. Zum Unterschied von den Embryonen mit 12, 15, 17 Segmenten sind hier aber auf der ganzen Länge des geschlossenen Darmes bis zu seinem hinteren Ende Geschlechtszellen vorhanden. Ein wenig weiter nach vorn öffnet sich der Darm und das Entoderm bildet hier eine Darmrinne, die von beiden Seiten von Darmfalten begrenzt wird (schematische Textfig. 4).

Die Untersuchung des Entoderms der Darmrinne und besonders der Darmfalten stellt die Anwesenheit der eigenartigen Zellen auch hier fest, ebenso wie in dem geschlossenen Entodermteile.

Die Fig. 13, Taf. 49/50 zeigt einen Teil des auf der Text-

figur 4 dargestellten Schnittes vor; dieser Teil ist auf der Zeichnung von zwei Linien begrenzt. Zwischen den Zellen des Entoderms, die zum Teil eine cylindrische, zum Teil eine kubische Form haben und mit Azur dunkelblau gefärbt sind, treten runde, helle Zellen mit grossen Kernen hervor.

In der Region des Entoderms ,das noch nicht geschlossen ist, finden wir eine verhältnismässig kleine Anzahl derselben Zellen vor. Im Entoderm des sich schon abgesonderten Darmes befindet sich die grösste Menge derselben; man trifft sie auch nicht selten an der Stelle, an der die Darmfalten sich gerade zu schliessen beginnen. Mehr nach vorn findet man diese Zellen auf 3—4 Schnitten. Noch weiter nach vorn sind sie nicht mehr zu entdecken.

Diese Reihe der Entwickelungsstadien vom Meerschweinchen gibt uns also die Möglichkeit, die Urgeschlechtszellen, welche wir bei älteren Embryonen bis zum Darmepithel zurückführen konnten, weiter zurück zu verfolgen und festzustellen, dass ihr nächster Ursprungsort das Entoderm der hintersten Abteilungen des Embryo ist. Wir finden die primären Geschlechtszellen bei verschiedenen Embryonen des Meerschweinchens in einer relativ begrenzten Stelle im Enddarmepithel; zur Zeit, wo der grösste Teil dieses Darmabschnittes noch offen ist, entdecken wir die Zellen im Entodermteil, der dem künftigen Darm entspricht.

So verhält es sich auch beim Kaninchen, mit einigen Unterschieden, die von der späteren Bildung des Enddarms abhängen.

Die Kaninchenembryonen sind noch in der Beziehung von Interesse, dass sie die Tatsachen, die wir beim Meerschweinchen bekommen haben, ergänzen und die Möglichkeit geben, die Geschlechtszellen zu einer Zeit zu finden, wo von einer Darmbildung noch keine Rede sein kann.

Bei Kaninchenembryonen mit 19 und 18 Segmenten (9 Tage alte Embryonen) (Fig. 14, Taf. 49/50) sehen wir in bezug auf den Enddarm und den sich in ihm befindenden Urgeschlechtszellen dieselben Beziehungen wie bei Meerschweinchen mit 7 Segmenten. Beim Kaninchenembryo mit 19 Segmenten ist der Darm auf der Strecke von 8. bis zum 18. Segment offen; beim Embryo mit 18 Segmenten vom 4. bis zum 17. Segment. Bei beiden Embryonen finden wir in dem Teil, in welchem der Enddarm schon gebildet ist, dasselbe vor, was wir auch beim Kaninchenembryo mit 22 Segmenten (9 Tage 18 Stunden) gesehen haben. Die primären Geschlechtszellen liegen zwischen den Epithelzellen des Darms in den ventralen und lateralen Teilen. Einige Zellen bemerkt man ausserhalb des Epithels, unterhalb von ihm. Interessant ist der offene Teil des Entoderms. Die Fig. 14, Taf. 49/50 zeigt die Stelle, an der die Darmfalten gerade im Begriffe stehen, sich zu schliessen und wo sich eine Naht zwischen den beiden sich berührenden Flächen bildet. Der dorsale, etwas erweiterte Abschnitt setzt sich weiter nach hinten in den geschlossenen Enddarm fort. Bei der Untersuchung des ventralen Teils in der Richtung der sich bildenden Naht bemerken wir grosse Zellen mitten unter den Entodermzellen und in ihrer unmittelbaren Nähe. Zu beiden Seiten der Darmfalten in den anliegenden Teilen des Entoderms erscheinen ebensolche Zellen.

Weiter nach vorn, wo die Entodermfalten mehr voneinander entfernt sind, finden wir in dem ganzen Entodermbezirk, der dem Darm entspricht und besonders zwischen den Entodermzellen der Darmfalten selbst, ebenfalls eigenartige grosse Zellen — die primären Geschlechtszellen.

Das Gebiet der Verbreitung dieser Zellen nimmt hauptsächlich diejenigen Abschnitte des Entoderms ein, welche den unsegmentierten Teilen des Embryo angehören.

Bei einem jüngeren Kaninchenembryo mit 15 Seg-

menten (Fig. 15, Taf. 49/50) ist der Enddarm fast ganz offen, mit Ausnahme des hintersten Teiles, der schon geschlossen ist. In den vor der hinteren Darmpforte liegenden Abschnitten findet man zwischen den Entodermzellen, wie die Fig. 15, Taf. 49/50 zeigt, grosse Zellen, die ebenso aussehen wie diejenigen, welche in den Darmfalten und im Entoderm des Kaninchenembryo mit 18 Segmenten vorkommen.

Was den geschlossenen Abschnitt anbetrifft, so ist der einzige diesem Stadium angehörende Embryo gerade an der wichtigsten Stelle verdorben und deshalb ist es hier unmöglich, über die Verteilung der Geschlechtszellen in diesem Abschnitte zu urteilen.

Die folgenden Embryonen mit 8 und 6 Segmenten unterscheiden sich dadurch, dass das Entoderm bei ihnen ein in der Fläche ausgebreitetes Blatt darstellt und dass der Enddarm noch gar nicht gebildet ist. Bei der Untersuchung des Entoderms bei diesen Embryonen bemerken wir, dass es im hinteren Teile eine besondere Zusammensetzung hat. Während das Entoderm der cranialen Teile vom letzten Segmente nach hinten zu aus ganz gleichen platten oder kubischen, stellenweise cylindrischen Zellen besteht, enthält es in den caudalen, hintersten Teilen besondere, von anderen sich unterscheidende Zellen, welche ihren Eigenschaften nach den Zellen entsprechen, die bei früher beschriebenen Embryonen für die primären Geschlechtszellen gehalten werden mussten. Beim Embryo mit 8 Segmenten, bei welchem die amniotischen Falten in den hinteren Embryoteilen schon geschlossen sind, zeigt sich diese besondere Zusammensetzung des Entoderms in den hintersten Abschnitten des Embryos sehr deutlich.

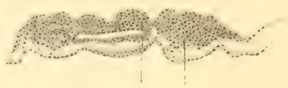
Von der Stelle angefangen, die auf der Zeichnung 5, die einen ganzen Embryo darstellt, durch Linien bezeichnet ist, d. h. caudal vom Ende der Markrohranlage, fängt das Entoderm zwei laterale Falten zu bilden an, wie es auf der sche-

matischen Abbildung gezeigt ist (Fig. 6). Die Zusammensetzung dieser lateralen Falten ist eine andere im Vergleich mit dem Entodermteil, welcher der Stammzone entspricht.

Wie es die Fig. 16, Taf. 49/50 zeigt, welche den durch die Linien abgegrenzten Teil der schematischen Zeichnung 6 darstellt, besteht der mediane Entodermteil aus länglichen, cylindrischen Zellen, zwischen denen man keine besonderen



Textfigur 5.
Embryo vom Kaninchen mit 8 Segmenten.



Textfigur 6.
Querschnitt durch den Kaninchenembryo mit 8 Segmenten, der etwas hinten von der an Figur 5 angezeigten Linie durch geführt ist.

Zellen bemerken kann. In den Lateralfalten hingegen hat das Entoderm (Fig. 16, Taf. 49/50) eine andere Zusammensetzung. Es besteht hier hauptsächlich aus kleinen kubischen Zellen, zwischen denen sich grosse, durch ihr eigenartiges Aussehen auffallende Zellen befinden, die ihren Eigenschaften nach mit den Urgeschlechtszellen identisch sind.

Beim Embryo mit 6 Segmenten, welcher sich dadurch unterscheidet, dass die amniotischen Falten im hinteren Embryoteil noch nicht gebildet sind und auch die Entodermfalten fehlen, findet man dieselben Verhältnisse.

Fig 8.

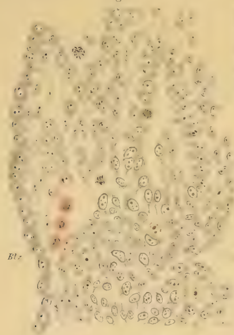


Fig 9

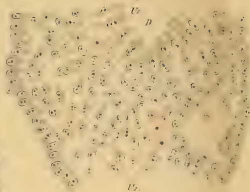


Fig 10.

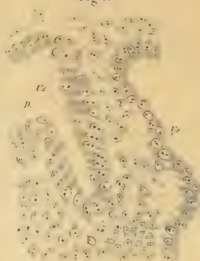


Fig 12.



Fig.15.

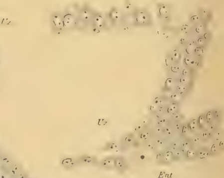


Fig 11

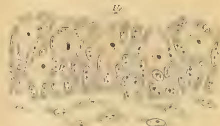


Fig 13.

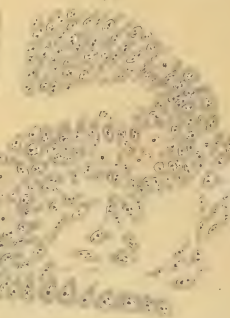


Fig 14

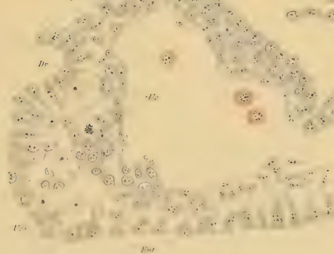
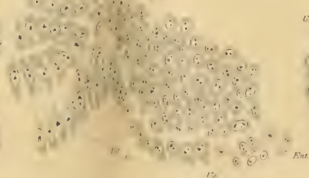


Fig.16.



Lith. Universitätsdruckerei H. Stürtz A.G. Würzburg.

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden

Auf der ganzen Länge vom Ende des Nervenrohres nach hinten zu bis zum Ende des Embryonalschildes treffen wir solche Zellen sowohl unmittelbar unter dem Entoderm als auch in ihm selbst, wie es beim Embryo mit 8 Segmenten dargestellt ist.

Wenn wir die Lage der beschriebenen Zellen bei Kaninchenembryonen mit 18, 15 Segmenten mit der Lage derselben bei Embryonen mit 8 und 6 Segmenten vergleichen, so sehen wir, dass sie hier und dort einander entsprechende Regionen des Entoderms einnehmen.

Beim Embryo mit 18 Segmenten befinden sie sich im Darmentoderm des unsegmentierten Embryoteils; beim Embryo mit 15 Segmenten fangen sie an im Entoderm desselben Teils vorzukommen; bei Embryonen mit 8 Segmenten finden wir sie ebenfalls im caudalen Abschnitte des Entoderms, in der Region der sich bildenden Entodermfalten und schliesslich treffen wir sie beim Embryo mit 6 Segmenten im Entoderm desselben Teils vor.

Die Ähnlichkeit in topographischer Beziehung und die morphologischen Besonderheiten der beschriebenen Zellen geben uns die Veranlassung anzuerkennen, dass wir es hier mit ein und derselben Zellart zu tun haben, die sich in den späteren Stadien als Urgeschlechtszellen präsentieren.

Der Unterschied, welchen wir bei den Kaninchen- und Meerschweinchenembryonen finden, ist von einer sekundären Bedeutung und hängt von dem früheren Darmschlusse bei den Embryonen von Meerschweinchen ab. Der Durchschnitt (Fig. 4) durch einen Meerschweinchenembryo mit 7 Segmenten stimmt bis in die Einzelheiten mit demjenigen eines Kaninchen mit 8 Segmenten (Fig. 6) überein, wenn wir uns den ersten in einer Fläche ausgebreitet vorstellen, d. h. wenn wir uns den unbedeutenden Unterschied, welcher diesbezüglich zwischen den beiden Arten vorhanden ist, abstrahieren.

Was nun die noch früheren Stadien anbelangt, so stossen wir hier auf grosse Schwierigkeiten beim Unterscheiden der Geschlechtszellen von anderen Zellen und es ist nicht mehr möglich, sie mit Sicherheit zu erkennen. Bei Embryonen, die noch jünger als die oben beschriebenen sind, ist das Entoderm des hinteren Teiles noch so wenig differenziert, dass alle seine Zellen gleich und dem Aussehen nach alle den Geschlechtszellen ähnlich zu sein scheinen. Besonders deutlich tritt dies beim Meerschweinchen mit 3 Segmenten hervor, bei dem der ganze hintere Abschnitt des Entoderms in der Region, in welcher man die Urgeschlechtszellen zu finden erwarten könnte (im Vergleich mit dem Embryo mit 7 Segmenten), aus grossen Zellen mit hellen grossen Kernen besteht, zwischen denen auch die Eosin-Azurfärbung keine besonderen Zellen erschliesst. Ob alle diese Entodermzellen des hinteren Abschnittes bei solchem Embryo wirklich noch so wenig differenziert sind, dass sie ihrem Wesen nach den Zellen der Keimbahn sämtlich noch sehr nahe stehen, oder ob hier zu dieser Zeit überhaupt noch keine primären Urgeschlechtszellen vorhanden sind, darüber will ich vorläufig kein Urteil fällen. Ich muss nur sagen, dass die Untersuchungsmethode und die Merkmale, die uns ermöglichten, die Urgeschlechtszellen bis hierher zurückzuverfolgen, jetzt versagen und keine Möglichkeit mehr geben, weiterzugehen, um die primären Geschlechtszellen in den noch früheren Entwickelungsstadien zu finden.

Die Tatsachen aber, die die Untersuchung der Säugetiere bis jetzt zutage gefördert hat, geben uns, wie ich denke, doch das Recht, anzuerkennen, dass die Urgeschlechtszellen der Säugetiere Zellen sui generis vorstellen, die, wie es scheint, direkt von den Furchungszellen abgeleitet werden müssen.

Die mitgeteilten Angaben kurz zusammenfassend, kann man die ganze Sache wie folgt darstellen.

So weit es die von mir gebrauchte Methodik erlaubt,

können wir die primären Geschlechtszellen bei Säugetieren zum erstenmal schon in einer sehr frühen Entwickelungsperiode (6.—7. Segment) bemerken, die der sogenannten zweiten Gastrulationsphase (nach Hertwig) nachfolgt. Man findet sie im hintersten Teile des Embryo, im Entoderm seines caudalen Abschnittes, hinter der Nervenrohranlage in der Region, die der caudalen Fortsetzung des Primitivstreifens entspricht, d. h. in demjenigen Teile des Embryo, welcher noch nicht differenziert ist.

Dem Wachstum des Embryo entsprechend rücken die Zellen dann zusammen mit der entsprechenden Entodermregion in cranialer Richtung weiter vor, und zur Zeit der Bildung der Darmfalten durch das Entoderm findet man sie gerade an dieser Stelle.

Zu der Zeit, wo die Darmfalten sich einander nähern und zum Darm schliessen, geraten die Urgeschlechtszellen in das Darmepithel. Beim Meerschweinchen geschieht dies viel früher als beim Kaninchen. Mit dem Wachstum des Darms rücken die primären Geschlechtszellen weiter nach vorn. Deshalb bleibt der hintere, sich später bildende Teil des Enddarms frei von Urgeschlechtszellen.

In dieser Periode, von den frühesten Stadien angefangen bis zur Schliessung der Darmfalte, resp. bis zum Auftreten der primären Geschlechtszellen im Darmentoderm, verliert ein Teil der Zellen die Verbindung mit dem Epithel, indem man sie jetzt unter dem inneren Keimblatt in einiger Entfernung vom Epithel antrifft.

Besonders klar ist dies besonders beim 9 Tage alten Kaninchen (Fig. 14, Taf. 49/50) zu sehen. Hier findet sich eine Anzahl der Zellen entsprechend dem Entoderm der offenen Darmfalten ausserhalb des Entodermepithels zwischen den Mesenchymzellen. Dieselbe Erscheinung ist auch schon in jüngeren Stadien zu bemerken. Es muss augenscheinlich angenommen

werden, dass nicht alle primäre Geschlechtszellen in einer bestimmten Entwickelungsperiode (beim Kaninchen später, beim Meerschweinchen früher) in das Epithel des Darmes geraten, sondern dass ein Teil derselben, allerdings ein kleiner, bei der Darmfaltenschliessung direkt in das den Darm umringende Mesenchym gelangt. Die in die Epithelbekleidung des Darmes geratenen Urgeschlechtszellen bleiben an dieser Stelle sehr lange liegen. Das bezieht sich besonders auf das Meerschweinchen, bei welchem vom Stadium mit 8 Segmenten bis zum Stadium mit 17 Segmenten der Hauptfundort der primären Geschlechtszellen das Darmepithel ist.

In späteren Perioden (beim 9 Tage 18 Stunden alten Kaninchen, beim Meerschweinchen mit 17 Segmenten) fängt das Heraustreten der Urgeschlechtszellen aus dem Enddarmepithel an.

Die Zellen erscheinen in der Umgebung des Darmepithels, wobei sich ihre Zahl im Epithel allmählich vermindert. Die primären Geschlechtszellen treten in das den Darm umringende Mesenchym über und fangen nachher von hier aus weiter ins Mesenterium zu wandern an. Die Migrationserscheinungen im Gekröse dauern verhältnismässig lange Zeit fort (beim Kaninchen bis zum 13. Tage, beim Meerschweinchen bis 10 mm Länge). Anfangs befindet sich ein bedeutender Teil der Zellen in den ventralen Abteilen des Mesenteriums, später im dorsalen Teil, in der Gekrösewurzel.

Die Migration der Urgeschlechtszellen geschieht nicht gleichzeitig für alle vorhandenen Zellexemplare, sondern man findet bei ein und demselben Embryo die Zellen an sehr verschiedenen Stellen ihres Weges.

Im späteren Stadium wandern sie aus der Mesenteriumwurzel weiter nach der Stelle ihrer Bestimmung, ins Epithel der medialen Oberfläche des Wolffschen Körpers. Hier erscheinen sie als primäre Geschlechtszellen des Keimepithels.

Die Migration der Urgeschlechtszellen nimmt damit ein Ende und es formiert sich die Geschlechtsdrüsenanlage (beim Kaninchen von 13 Tagen, bei der Katze im Stadium von 10 mm, beim Meerschweinchen von 10 mm).

Für den grössten Teil der primären Geschlechtszellen muss man ein aktives Vorwärtskriechen im Mesenchym des Gekröses annehmen; einzelne Zellen durchwandern aber diesen Weg, wie es scheint, nicht aktiv, sondern sie gelangen schon verhältnismässig früh ins Mesenteriumepithel. In diesem Falle muss man vermuten, dass die primären Geschlechtszellen, wenn sie nicht aufs neue ins Mesenterium zurücktreten, die Region der zukünftigen Geschlechtsdrüsenanlage dadurch erreichen, dass sie sich zusammen mit dem infolge seines Wachstums vorrückenden Mesenterialepithel verschieben.

Wenn wir diese bei Säugetieren erhobenen Befunde mit dem vergleichen, was über die primären Geschlechtszellen bei anderen Tieren bekannt ist, so sehen wir eine Übereinstimmung in der Beziehung, dass die Urgeschlechtszellen der Säugetiere ebenso wie diejenigen der Selachier, der Knochenfische, Amphibien, Reptilien und Vögel zu den primären Geschlechtszellen (nach der Terminologie von Felix) gezählt werden müssen, dass sie also ausserhalb der Geschlechtsdrüsenanlage entstehen und hierher erst sekundär durch Migration gelangen.

Was die nächste Ursprungsquelle anbetrifft, so ist gegenwärtig keine vollkommene Übereinstimmung für verschiedene Tiere zu erzielen.

Nach den Angaben von Beard, Wood, Allen u. a. haben die primären Geschlechtszellen der Selachier, Amphibien, Reptilien eine sehr nahe Beziehung zum Entoderm; in ihm sind die primären Geschlechtszellen zum erstenmal zu bemerken und von hier wandern sie in die Geschlechtsdrüsenanlage hinüber.

Bei Knochenfischen sind die extraregionären Zellen im

Mesoderm der Splanchnopleura gesehen worden (Jungersen, Felix, Fedorow), bei den Vögeln gleichfalls. Zuerst erscheinen hier die Urgeschlechtszellen im Mesoderm, in seinem visceralen Blatt. Bei den Säugetieren endlich ist der Ursprungsort der primären Geschlechtszellen das Entoderm.

Wovon dieser Unterschied herrührt, kann gegenwärtig noch schwer erklärt werden, aber es scheint, dass man Allen darin beistimmen muss, dass je nach dem besonderen Verhältnisse der Entwickelung die extraregionären Zellen bei verschiedenen Tieren sowohl im inneren als auch im mittleren Keimblatt auftreten können. Wenn man die Urgeschlechtszellen als Zellen sui generis ansehen wird, die nicht durch Differenzierung von Zellen des einen oder des anderen Teiles des Embryo entstehen, sondern sich schon in der allerfrühesten Entwickelungszeit als spezifische Zellen von den übrigen absondern, so verliert eigentlich auch die Frage, wo sich diese Zellen befinden und wo sie sich befinden könnten, ihre Schärfe; denn damit ist ja dann die Frage von der Herkunft der Urgeschlechtszellen aus dem einen oder dem anderen Keimblatt gar nicht verbunden. Die Regionen sowohl des mittleren als auch des inneren Keimblatts können der zeitweilige Aufenthatsort der Geschlechtszellen bei den verschiedenen Tieren sein. Bei Säugetieren stellt jedenfalls das Darmepithel diesen Aufenthaltsort für die Urgeschlechtszellen vor.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Abbildungen sind bei Zeiss Hom. Imm. $^{1}/_{12}$ oc. 2 unter Benutzung des Zeichenapparats nach Abbé-Zeiss gemacht.

Bezeichnungen.

EW Cölomepithel des Wolffschen Körpers; Uz Urgeschlechtszellen; M Mesenterium; Ao Aorta; D Darm; Dr Darmrinne; M Mesoderm; Ent Entoderm; Amh Amniohöhle; Blz Blutzellen.

Tafel 47/48.

Fig. 1. Katzenembryo von 11 mm Länge. Ein Teil von der Geschlechtsdrüsenanlage.

Fig. 2. Dasselbe von einem Meerschweinchenembryo von 10 mm.

Fig. 3. Kaninchenembryo von 12 Tagen. Die Gekrösewurzel mit dem anliegenden Teil des Epithels des Wolffschen Körpers.

Fig. 4. Meerschweinchenembryo von 8 mm Länge. Ein Teil des retroperitonealen Gebietes mit dem auskleidenden Cölomepithel dargestellt. Auf den beiden Abbildungen sind die Urgeschlechtszellen zum Teil im Cölomepithel, zum Teil im Mesenchym des retroperitonealen Gebietes zu sehen.

Fig. 5. Meerschweinchenembryo von 6 mm. Die Gekrösewurzel mit den anliegenden Teilen des Epithels des Wolffschen Körpers dargestellt.

Fig. 6. Katzenembryo von 5 mm Länge. Der dorsale Abschnitt des Mesenteriums und ein Teil des retroperitonealen Gebietes dargestellt. Die Genitalzellen befinden sich bei beiden Embryonen sowohl im Epithel des Wolffschen Körpers und im Mesenchym des retroperitonealen Gebietes, als auch im Mesenterialgewebe.

Fig. 7. Kaninchenembryo von 10 Tagen 5 St. Das Gebiet des Mesenteriums vor der Cöcumanlage dargestellt. Die Urgeschlechtszellen ordnen sich im Mesenterialgewebe bis zur hinteren Wand des Darmes.

Tafel 49/50.

Fig. 8. Ein Teil des Querschnittes von demselben Embryo; einige Schnitte nach hinten. Das Gebiet der Cöcumanlage. Die Urgeschlechtszellen befinden sich im Mesenterialgewebe in der Umgebung des Darmes.

Fig. 9. Kaninchenembryo von 9 Tagen 18 St. Das Gebiet vor der Cöcumanlage. Die Urgeschlechtszellen befinden sich im Mesenterialgewebe in der Umgebung des Darmes und unter dem letzteren.

Fig. 10. Ein Teil des Querschnittes von demselben Embryo; einige Schnitte nach hinten. Das Gebiet der Cöcumanlage. Die Urgeschlechtszellen liegen dicht unter dem Darmepithel und im Epithel selbst.

Fig. 11. Ein Teil des Längsschnittes von Meerschweinchenembryo mit 17 Segmenten. Ein Teil des Darmepithels dargestellt. Die Urgeschlechtszellen befinden sich im Epithel des Darmes.

Fig. 12. Meerschweinchenembryo mit 12 Segmenten. Ein Teil des Querschnittes; Die Urgeschlechtszellen sind im Darmpithel.

Fig. 13. Meerschweinchenembryo mit 7 Segmenten. Ein Teil des Querschnittes, der auf Textfigur 4 mit den zwei Linien markiert ist. Die Urgeschlechtszellen liegen im Epithel der Darmrinne und der Darmfalten.

Fig. 14. Kaninchenembryo von 9 Tagen. Die Urgeschlechtszellen sind im Entoderm nur unter demselben.

Fig. 15. Kaninchenembryo mit 15 Segmenten. Eine Urgeschlechtszelle liegt im Entoderm.

Fig. 16. Ein Teil des Querschnittes, der auf Textfigur 6 durch Linien markiert ist. Die Urgeschlechtszellen sind im Entoderm zu sehen.

Literaturverzeichnis.

1. Allen, B. M., The origin of the sex-cells of Chrysemys. Anat. Anz. Vol. 29.
2. — The embryonic development of the ovary and Testis of the mammals. Amer. Journ. of anat. Vol. 3. 1907.
3. — An important Pericarad in the history of the sex-cells of rana pipiens. Anat. Anz. Vol. 31. 1907.
4. Beard, John, The germ-cells Raja batis. Journ. of Anat. med. Physiol. 38. 1903–1904.
5. — A morphological continuity of germcells as the Basis of Heredity and Variation. Review of Neurol. and Psychiatry. Vol. 2. 1904.
6. Bonin, Histogenèse da la glande génitale femelle chez Rana Tem. Arch. de Biol. 1. 17.
7. Coert, Over de ontowikkeling en den houn van den geschlechtsklier bij de zoogdieren meer in het bij zonder van den Eierstock. Akad. Proefschr. Leiden. 1898. (Zit. nach Waldeyer. Hertwigs Handbuch.)
8. Dantschakoff, Über Herstellung von Celloidinserien. Zeitschr. f. wiss. Mikr. 1908.
9. Eigenmann, Sex. differentiation in the oviparous Teleost. Cymatogaster. Arch. Ent.-Mech. 1897.
10. Fedorow, Über die Wanderung der Genitalzellen bei Salmo fario. Anat. Anz. 1907.
11. Felix und Bühler, Die Entwickelung der Keimdrüsen und ihrer Ausführungsgänge. Abschn. v. Bühler: Geschlechtsdrüsen der Säugetiere. Hertwigs Handbuch 1906.
12. Gurwitsch, A., Atlas und Grundriss der Embryologie. München 1907.
13. Helly, Eine Modifikation der Zenkerschen Fixierungsflüssigkeit. Zeitschr. f. wiss. Mikr. 1903. Bd. 20.
14. Mihalkovics, Entwickelung des Harn und Geschlechtsapparates der Amnioten. Intern. Monatsschr. f. Anat. und Histologie 1885.
15. Minot, S., Gegen das Gonotom. Anat. Anz. 9. 1894.

16. Nagel, Über das Vorkommen von Primordialeiern ausserhalb der Keimdrüsenanlage beim Menschen. Anat. Anz. 4. 1889.
17. Nussbaum, Zur Differenzierung des Geschlechts im Tierreich. Arch. f. mikr. Anat. 1880.
18. — Zur Entwickelung des Geschlechts bei Huhn. Anat. Anz. 1901.
19. Paladino, Ulteriori richerche nella distruzione e rinnovamento continuo del parenchyma ovarico nei mamiferi. Napoli 1887. (Zit. nach Bühler. Hertwigs Handbuch).
20. Rouget, Recherches sur le développement des oeufs et de l'ovaire chez les mammifères après la naissance. C. R. Acad. sc. Paris 1879.
21. Rubaschkin, Über das erste Auftreten und Migration der Keimzellen bei Vögelembryonen. Anat. Hefte 1907.
22. — Eine neue Methode zur Herstellung von Celloidinserien. Anat. Anz. 1907. Bd. 31.
23. — Zur Frage von der Entstehung der Keimzellen bei Säugetierembryonen. Anat. Anz. 1908. Bd. 32.
24. Sainmont, Recherches relatives à l'organogénèse du testicule et de l'ovaire chez le chat. Arch. de Biol. 1906—1907. Bd. 82.
25. Skrobanski, Beiträge zur Kenntnis der Oogenese bei Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat. 62.
26. Waldeyer, Die Geschlechtszellen. Hertwigs Handbuch 1908.
27. Winiwarter und Sainmont, Nouvelles recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des mammifères (chat). Arch. de biol. 1908.
28. Wood, Origin and Migration of the germs-cells in Acanthias. Amer. Journ. of Anat. 1902.

Aus dem normal-anatomischen Institut in Kopenhagen.

BEITRÄGE

ZUR

HISTOLOGIE DER PROSTATA.

VON

O. V. C. E. PETERSEN.

Mit 13 Abbildungen auf den Tafeln 51/53.

I. Secretorische Veränderungen in den Zellen der menschlichen Prostata.

In meinen Untersuchungen über die Prostata des Menschen beschäftigte ich mich ausschliesslich mit der Frage nach dem Verhalten der Epithelzellen, zuvörderst, weil die zahlreichen anderen Fragen, die sich bei der Betrachtung dieser Drüse erheben lassen, grösstenteils bereits von früheren Untersuchern in befriedigender Weise beantwortet worden sind.

Unter späteren Untersuchern der menschlichen Prostata muss ich Walker (l. c. 15) nennen, der indes, was die feinere Histologie betrifft, die Prostata des Hundes untersuchte und beschrieb, indem er, da seine Objekte aus der Prostata des Menschen nach seiner eigenen Aussage zur histologischen Untersuchung nicht brauchbar waren, sich berechtigt glaubte, seine Beobachtungen an der Prostata des Hundes auf die der Menschen zu übertragen.

Von Weskis Hand rührt eine ziemlich bedeutende Arbeit über die Prostata des Menschen her (l. c. 16). Er glaubt Verschiedenheiten der Form der Epithelzellen beobachtet zu haben, je nachdem diese in den faltigen oder in den nichtfaltigen Lumina der Drüse gefunden würden. In den nichtfaltigen Lumina fänden sich scharf abgegrenzte Cylinderzellen mit blasenförmigem Kerne, an der Basis der Zelle sehe man oft einen Saum homogenen, stärker färbbaren Protoplasmas,

während der ganze dem Lumen zugekehrte Teil der Zelle von einem feinen Fasernetze durchsetzt sei, an welchem minimal kleine Granula suspendiert seien; distal zeigten die Zellen keinen scharfen Rand, sondern seien mit minimalen Mengen amorphen Secrets bedeckt. In den faltigen Lumina seien die Zellen am Gipfel der Zellen sehr hoch und dünn, breiter an dem distalen als an dem schmalen, homogenen, proximalen Ende; auch diese Zellen seien mit Secret bedeckt. Im Grunde zwischen den Falten fand Weski mit Secret gefüllte, wie die erstere Zellenform gebaute Zellen. Die Form der Zelle verändere sich ebenfalls, je nachdem sie Secret ausgestossen habe, in welchem Falle der Kern chromatinreich und nur von einer geringen Menge homogenen Protoplasmas umgeben sei, — oder auch sich mit Secret zu füllen beginne, in welchem Falle sich über jede Zelle eine scharf abgegrenzte Kuppel emporwölbe; dieses Stadium führe zu den oben erwähnten Palisaden- oder Keulenzellen. Wo das Epithelium zweischichtig ist, erklärt Weski dies entweder dadurch, dass die Kerne in zwei Schichten angebracht seien, oder auch dadurch, dass die basale Schicht aus Bindegewebszellen bestehe, die zum Teil sich zwischen die regenerierenden Epithelzellen hineingeschoben hätten. In einem einzelnen Falle fand Weski in den Zellen grosse basophile Körnchen, die über die ganze Zelle zerstreut liegen konnten, am häufigsten aber um den Kern herum lagen; sie zeigten eine vollkommen homogene Struktur und waren durch einen dunkleren scharfen Rand abgegrenzt, weshalb Weski sie für corpusculär vorausgebildete Elemente hielt. Er meint übrigens, sie seien das Material zu den Prostatasteinen, doch hat er nichts beobachtet, was darauf hindeuten könnte, dass dieselben aus der Zelle ausgestossen würden.

Eberth (l. c. 2) hebt hervor, dass das Epithelium der Leisten zwei- bis dreischichtig ist und an der äussersten Oberfläche aus Cylinderzellen, weiter nach unten aus basalen Zellen

gebildet wird; das Protoplasma der cylindrischen Zellen ist stärker körnig und der Kern liegt höher oder tiefer in der Zelle. Zwischen den Leisten findet sich ein einschichtiges Cylinderepithelium, unter welchem man eine nicht immer zusammenhängende Schicht Basalzellen erblickt. Die Kontur der Zelle ist bald scharf, bald hervorgewölbt, unregelmässig zerrissen, in welchem Falle das Secret unmittelbar mit dem Inhalt der Zelle in Berührung steht. Das Protoplasma im inneren Teile ist von dunklen, leicht färbbaren Granula durchsetzt und färbt sich stärker als die weniger körnige Substanz des basalen Zellabschnittes; zwischen den spärlichen Granula findet sich ein feines Netzwerk. Der Kern liegt näher nach der Basis der Zelle hin, in der wirksamen Drüse ganz nahe an der basalen Membran; in seinen Umgebungen sieht man 1—3 gelbliche Körnchen, die sich mit Osmiumsäure schwarz färben.

Endlich führe ich an, dass Disselhorst (l. c. 1) in beiden Ausgaben wörtlich dieselbe Beschreibung des Epitheliums gibt, nämlich ein zweischichtiges Epithelium mit einer oberen Reihe von Cylinderzellen und einer unteren Reihe heller, rundlicher Zellen mit besonders grossem Kern. Das Protoplasma ist nach Disselhorst netzförmig, mit Körnchen zwischen den Maschen, und diese Körnchen setzen sich bis gegen das distale Ende der Zelle fort. Er citiert Rüdinger, der bei einem 20jährigen Individuum Prostataconcremente fand, ebenfalls führt er die von Walker und Pallin, nicht aber die von Weski angestellten Untersuchungen an.

Schreiten wir nun zu meinen Untersuchungen, so bemerke ich vorerst, dass mein Material, ebenso wie bei meinen Studien über die Vesicula seminalis, ausschliesslich in Formol fixiert war, und dass die darauf folgende Technik dieselbe wie die früher (l. c. 9) beschriebene war. Überall fand ich, dass die Grundform der Epithelzellen aus hohen, cylindrischen Zellen besteht, die an den meisten Stellen mit einer unterliegenden

platteren Zellenschicht versehen sind. Wie oben angeführt, herrscht bei den früheren Untersuchungen einige Unklarheit über die Deutung dieses Bildes, einige meinen, es sei als ein zweireihiges, andere, es sei als ein zweischichtiges Epithelium aufzufassen, und letztere Deutung ist sicherlich die richtige. Mustert man einige Acini mikroskopisch durch, so findet man nämlich oft ganze Reihen von Zellen, wo in jeder unterliegenden platten Zelle ein Kern liegt, während man ebenfalls in den darüber liegenden höheren Zellabschnitten überall einen Kern antrifft. Sollte es sich um eine Zellenverschiebung, also um zweireihiges Epithelium handeln, so würde man eine so regelmässige Form und Anbringung der Kerne nicht vorfinden können, wie mir anderseits der Umstand, dass man häufig kernlose Zellabschnitte antrifft, für die zweireihige Natur des Epithels keinen Beweis zu liefern scheint; ist nur die tiefe, plattere Epithelschicht etwas breiter als die oberflächliche Schicht, so werden stets einige der Schnitte kernlose Abschnitte der Epithelzellen zeigen. Eine Eigenschaft des Epithels der Prostata, die meiner Ansicht nach in den oben angeführten Beschreibungen nicht stark genug betont wird, ist dessen ausserordentliche Variabilität der Form. Die Epithelzellen können sich bald als die beschriebenen hohen Cylinderzellen, bald als ganz platte Pflasterepithelzellen erweisen, und gewöhnlich findet man angeführt, dass diese Erscheinung dem Drucke des Secretes zu verdanken sei. Obgleich dieser bei den Formveränderungen der Zellen vielleicht eine gewisse Rolle spielt, lässt es sich doch schwierig denken, dass der Druck so wirken sollte, dass der eine Acinus ein hohes, cylindrisches Epithel hätte, die Zellen in dem benachbarten Acinus aber ganz platt sein sollten, und dass der Druck bei dieser Formveränderung der Zellen nicht allein massgebend sein kann, erweist sich klar, wenn man einen Acinus sieht, wo die Zellen an einer Wand ganz platt, an der anderen dagegen hoch

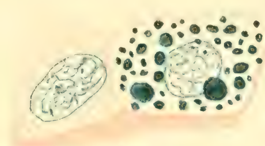


Fig. 1.

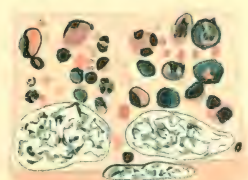


Fig. 2.

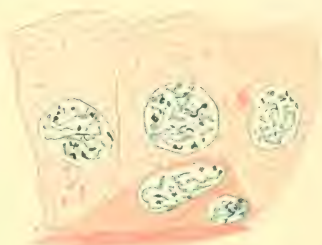


Fig. 3.



Fig. 4.

Kgl. Universitätsdruckerei H. Stürtz A.G. Würzburg. Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.

cylindrisch sind, eine oft in der menschlichen Prostata zu gewahrende Erscheinung. Zwei andere Umstände scheinen mir dagegen zur Erklärung dieses Verhaltens beizutragen; erstens sind die Zellen, welche die cylindrische Form behalten haben, fast immer stark körnig, mit einem relativ festen Stoffe gefüllt, während man in den platten Zellen niemals Körnchen, sondern nur ein homogenes Protoplasma antrifft, dessen Entstehung sich sehr wohl so denken lässt, dass die Fasern der „leeren" Zellen sich so dicht aneinander gelegt haben, dass man sie nicht voneinander unterscheiden kann. Ein anderer Faktor, der auf die Form des Epitheliums Einfluss üben kann, ist der Kontraktionszustand der unterliegenden Muskulatur, denn die Schleimhaut befindet sich in so inniger Verbindung mit der Muskulatur, dass eine freie Bewegung der ersteren gegen die letztere als ausgeschlossen zu betrachten ist. Kontrahiert sich die Muskulatur nun stark, so wird die Grundfläche der Epithelzellen eingeengt, was ganz natürlich zur Folge haben muss, dass sie höher und schmäler werden; umgekehrt werden sie platter und breiter, wenn die Muskulatur erschlafft, indem die Basis der Zellen dann mehr Raum erhält. Ohne schliesslich entscheiden zu wollen, welcher der beiden Faktoren, der Druck des Secretes oder die Muskelkontraktion, bei den Formveränderungen der Zellen die grössere Rolle spielt, glaube ich doch, dass man dem Zustande der Muskulatur mehr Gewicht beizulegen hat, als dies bisher geschehen ist.

Was die Struktur der Epithelzellen betrifft, so überraschte es mich ein wenig, dass ich in derselben Prostata des erwachsenen Menschen die verschiedensten Secretionsstadien fand; gewöhnlich wird ja angegeben, die Secretion der Prostata sei diskontinuierlich; nichts destoweniger fand ich bei den von mir untersuchten erwachsenen Individuen das oben genannte Verhalten konstant.

Die Zellen sind in den meisten Fällen körnig, die Körn-

chen können aber von verschiedener Beschaffenheit sein, teils die oben erwähnten, von Weski beschriebenen basophilen Körnchen, die ich im folgenden der Kürze wegen als Weskis Körnchen bezeichne, teils kleinere, acidophile Körnchen. Ich muss hier sogleich Weskis Vermutung bestreiten, dass die basophilen Körnchen das Material zu den Prostatasteinchen lieferten; während die Prostatasteinchen sich mittels des Chromhämatein-Säurerubins rot bis rotviolett färben, werden Weskis Körnchen nach dieser Methode immer tief blauschwarz, überdies habe ich in der menschlichen Prostata niemals ausserhalb der Zellen Bildungen angetroffen, die tinktoriell oder optisch mit Weskis Körnchen übereinstimmten. Endlich erleiden dieselben offenbar intracelluläre Veränderungen. Während man in einigen Zellen das ganze Protoplasma mit Weskis Körnchen angefüllt findet (Fig. 1), deren einige grösser, andere kleiner, alle aber scharf konturiert sind, ohne dass man in diesen Zellen die geringste Spur acidophiler Körnchen antrifft, gewahrt man in anderen Zellen, dass Weskis Körnchen gleichsam angenagt sind und in der Mitte hellere Partien haben, so dass das ursprünglich homogene Körnchen oft die Form eines Ringes oder eines unregelmässigen Halbmondes annimmt. Färbt man derartige Schnitte mit Chromhämatein-Säurerubin, so erweist es sich indes (Fig. 2), dass das Körnchen aus zwei Teilen besteht, aus einem acidophilen, der der erwähnten helleren Partie entspricht, und einem basophilen, der meistens um den ersteren herumliegt. Zugleich treten kleinere, jedoch entschieden acidophile Körnchen unter den übrigen auf, und während diese sich nicht in den Zellen finden, wo Weskis Körnchen homogen waren, kann man eine dritte Form von Zellen antreffen, die fast ausschliesslich mit acidophilen Körnchen angefüllt sind, zwischen welchen minimale, unregelmässig gestaltete Körnchen liegen, welche dieselbe Färbbarkeit wie Weskis Körnchen darbieten. Eine

vierte Art von Zellen endlich sind über das ganze Protoplasma mit kleinen, acidophilen Körnchen gefüllt, welche dieselbe Form, Grösse und Färbbarkeit besitzen, wie diejenigen Körnchen, die wir im Verein mit W e s k i s Körnchen auftreten sahen; in diesen Zellen ist aber die letzte Spur der W e s k i schen Körnchen verschwunden. Sämtliche hier beschriebene Zellen (Fig. 3) sind nach dem Lumen hin scharf begrenzt; eine letzte Gruppe von Zellen dagegen zeigt eine unregelmässige Begrenzung gegen das Lumen, indem sie unregelmässig geformte Protoplasmaausläufer aussenden, die oft eines oder mehrere der acidophilen Körnchen enthalten, und diese Körnchen kann man dicht an der Zelle liegen sehen, als ob sie soeben aus dieser ausgestossen wären (Fig. 4). Ein anderes ist, dass man oft unregelmässig kugelige Secretmassen antrifft, die dieselbe Struktur darbieten wie der dem Lumen zugekehrte Teil der Zelle, ein Umstand, der darauf hindeutet, dass wir auch hier während der Secretion mit der Abschnürung peripherer Protoplasmapartien zu schaffen haben. Während wir in einigen dieser Zellen mit unregelmässigen Grenzen das Protoplasma im ganzen Bereiche der Zelle körnig finden, gibt es andere Zellen (Fig. 4), wo der periphere Teil körnig, der basal zum Kerne liegende Teil aber klar, retikulär, ohne Körnchen ist; wieder in anderen Zellen ist das ganze Protoplasma retikulär, und in einigen derselben liegt der Kern ganz in der Nähe des freien Randes der Zelle, in anderen dagegen mitten in der Zelle; der Kern erscheint also während der Secretion in der Zelle hin und her zu wandern. Was die Häufigkeit des Vorkommens der W e s k i schen Körnchen betrifft, so fand ich dieselben in drei der von mir untersuchten fixierten Prostatadrüsen (von 24-, 35- und 36 jährigen Individuen), während ich sie in drei anderen Fällen (20-, 56- und 65 jährige Individuen) nicht fand. In dem einen dieser letzteren Fälle (65 jähriges Individuum) fand ich dagegen in einzelnen Zellen 1—4 grössere, stark rot gefärbte Körn-

chen (Chromhämatein-Säurerubin), die stets in der Nähe des Kernes an dessen peripherem Pole lagen; die Kerne enthielten hier oft einen, selten mehrere acidophile Nucleoli. In denjenigen Fällen, wo Weskis Körnchen nicht vorkamen, fand ich jedoch alle Übergänge aus den hellen, retikulären in die körnigen Zellen.

Fragen wir nun nach der Deutung der hier beschriebenen Bildungen, so ist es augenscheinlich, dass die acidophilen Körnchen die endlichen, intracellulären Secretionsprodukte sind. Die von mir beobachteten Strukturen scheinen auch darauf hinzudeuten, dass diese acidophilen Körnchen Umbildungsprodukte der Weskischen Körnchen sind, ein Verhalten, das nicht ohne Analogon ist, indem Heidenhain (l. c. 5) und Fleischer (l. c. 3) Vorgänge beobachtet haben, die mit den hier angeführten grosse Übereinstimmung darbieten. Heidenhain fand, dass in der Beckendrüse verschiedener Tritonen das Secret im ersten Stadium aus einigen äusserst kleinen Granula besteht; diese verändern sich in meniskuläre Körperchen, die aus einem stärker färbbaren mondsichelförmigen Körnchen bestehen, welches ein rundliches, schwächer färbbares Körnchen umschliesst. Heidenhain beobachtete nun, dass die umgebende mondsichelförmige Bildung verschwand, während die Zellen sich gleichzeitig mit etwas kleineren, runden acidophilen Körnchen füllten, die er später im Secrete in weniger färbbarem Zustande antraf, was er der Aufnahme wasserhaltiger Bestandteile zuschreibt. Im Gegensatz zu Heidenhain, der jede der obengenannten Formen der Körnchen in je ihrer Zelle fand (so dass er auf dieser Basis im ganzen acht Phasen der Secretion aufstellt), beobachtete Fleischer bei der Untersuchung der Tränendrüse des Kalbes und des Kaninchens dieselben Formen der Körnchen, jedoch untereinander gemischt, so dass er verschiedene Formen der Körnchen in einer und derselben Zelle antraf. Während das Vorstadium

der Heidenhainschen mondsichelförmigen Körperchen, wie gesagt, sehr kleine Körnchen sind, fand Fleischer als Vorstadium bedeutend grössere, basophile „Vollgranula". Ihr grösstes Interesse haben Fleischers Untersuchungen, weil es ihm gelang, dieselben Bildungen an frischen Schnitten der Tränendrüse vom Kalb und Kaninchen nachzuweisen, ein Befund, der absolut für die vitale Natur dieser Bildungen spricht. Nicolas endlich (nach Fleischer angeführt) fand in der Parotis und der Tränendrüse des Menschen Granulaformen desselben Charakters wie die hier genannten.

Vergleichen wir nun meine mit den oben angeführten Resultaten, so erweist sich sehr gute Übereinstimmung; die von mir beschriebenen basophilen Körnchen, die zerfallen, indem sie in die acidophilen übergehen, sind den Vollgranula Fleischers analog, während aber Fleischer und Heidenhain beide eine regelmässige mondsichelförmige Form des einen Bestandteiles der Meniski fanden, sahen wir, wie man in der Prostata des Menschen zwar Bildungen antreffen kann, die sehr lebhaft an diese erinnern, wie der Vorgang aber doch auch in etwas andrer Weise erfolgt, indem wir viele andere Formen des Überganges des basophilen in das acidophile Körnchen gewahren. Weder Heidenhain noch Fleischer gibt Aufschluss über die Bildung der primären Granula, und leiderdessen bin auch ich nicht imstande, hierüber Auskunft zu erteilen. Man trifft oft genug die ganz leeren, retikulären Zellen und ebenfalls Zellen mit „Vollgranula" an, den Übergang zwischen diesen Stadien habe ich aber nie beobachtet. Ein Fingerzeig zur Lösung der Frage scheint mir in dem oben erwähnten Falle zu liegen, wo Weskis Körnchen fehlten, wo aber vor einem Teile der Kerne ein oder mehrere stark acidophile Körnchen lagen, die in vielen Beziehungen an ausgestossene Nucleolen erinnerten; ob diese das erste Stadium der Secretbildung sind, mus ich dahingestellt lassen, diese Möglichkeit ist aber jedenfalls vorhanden.

Ausser dem oben genannten Material untersuchte ich isolierte, frische Zellen aus einer Reihe von Kadavern. Die Untersuchung derselben geschah stets möglichst schnell nach der Sektion und zwar nur während der kalten Jahreszeit, um möglichst wohlbewahrtes Material zu bekommen; übrigens machte ich schon früher (l. c.) darauf aufmerksam, dass die Zellen der Prostata verhältnismässig spät in Fäulnis gehen und sich z. B. oft vorzüglich erhalten vorfinden, wo die Zellen der Vesicula seminalis bereits mehr oder weniger destruiert sind. Der Zweck dieser Untersuchungsreihe war teils, zur Klarheit über das Vorkommen der Weskischen Körnchen zu gelangen, teils die Pigmentierung der Zellen zu erforschen. Wie oben angeführt, beschreibt Eberth einige gelbliche Körnchen in den Zellen der Prostata, und gehen wir auf Koelliker (l. c. 6, S. 406) zurück, so beschreibt dieser die Zellen als polygonale oder kurz cylindrische Epithelzellen mit braunen Pigmentkörnchen. Nach Langerhans (l. c. 7, S. 210) ist das Epithelium zweischichtig, sind die Zellen fein granuliert; ausser diesen kleinen Körnchen finden sich aber 1—3, selten mehr, grössere, deutlich gelbfarbige Körnchen (Färbung mit Pikrokarmin), die in der Nähe des Kerns liegen und sich mit Osmiumsäure deutlich schwarz färben. In den neueren Lehr- und Handbüchern wird das Vorkommen von Pigmentkörnchen zuweilen berührt (Testut l. c. 14), zuweilen aber nicht (Quain l. c. 10).

Diese frischen Fälle untersuchte ich nun, indem ich Abschabungspräparate von einer frischen Schnittfläche der Prostata nahm und dieselben betrachtete, teils ungefärbt in 0,7 % iger Chlornatriumlösung, teils nach Färbung mit Methylviolett, Methylblau, Neutralrot, stets in wässeriger Lösung, Sudan und Scharlach, in 70 % igem Alkohol wie auch in 1 % iger wässeriger Osmiumsäurelösung aufgelöst.

In sämtlichen 20 Fällen (das Alter variierte von 21 bis

62 Jahren) sah man zwei Zellenformen, teils kubische, teils cylindrische Zellen, deren basales Ende oft in eine dünne, faserförmige Verlängerung ausgezogen war, was ein ganz guter Beweis für den zweischichtigen Charakter des Epithels an einigen Stellen der Drüse ist. Anderseits fand man auch cylindrische Zellen, deren Basis ebenso breit wie das obere Ende war; diese Zellen stammten offenbar von Stellen mit einschichtigem Drüsenepithel her.

Was das Vorkommen von Pigment in den Zellen der Prostata betrifft, so traf ich keinen einzigen Fall an, wo man die Körnchen wirklich hätte farbig nennen können, ebensowenig wie ich in den nach vorausgehender Fixation und Paraffinbehandlung untersuchten Fällen irgend eine Spur von Pigment fand. Nur in zwei Fällen (50- und 62 jährige Individuen) waren einige der Körnchen mit einem ganz leichten gelblichen Anflug versehen, diese Farbe war aber so schwach, dass sie bei Anwendung des Apochromat-Objektives und bei Tageshelle eben durchschimmerte; bei künstlichem Lichte war es nicht möglich, sie zu gewahren (Fig. 5).

In allen Zellen fanden sich drei verschiedene Arten von Körnchen, teils diffus über das ganze Protoplasma der Zelle verbreitete kleine, dicht aneinander liegende, mit basischen Farben schwach färbbare Körnchen, die augenscheinlich mit den oben beschriebenen acidophilen Körnchen übereinstimmen, teils grössere, stets entschieden basophile Körnchen, die in weit geringerer Anzahl als die ersteren vorkamen und meistens peripher zum Kerne, in einzelnen Fällen neben oder basal zu demselben lagen. Diese Körnchen kommen beim Menschen also konstant vor und stimmen im ganzen mit Weskis Körnchen überein. Die Übereinstimmung geht sogar soweit, dass ich in einem Falle (21 jähriger Mann) sehr oft sah, wie sie ähnliche Veränderungen erlitten wie die mit Bezug auf die fixierten Präparate beschriebenen (Fig. 6), indem man bei

Färbung mit Methylviolett fand, dass sie aus einer äusseren, farbigen, ringförmigen oder mondsichelförmigen und aus einer inneren, schwächer gefärbten Zone bestanden; in einigen Zellen waren nur die Halbmonde zurück, die dann von den kleinen, acidophilen Körnchen umgeben lagen, welche sich hinsichtlich der Färbbarkeit ebenso verhielten wie der innere, umgebildete Teil des Körnchens; dies steht ja im höchsten Grade in Einklang mit den fixierten Objekten. Mit Bezug auf Weskis Annahme, dieselben seien das Material zu den Prostatakonkrementen, fand ich durchaus nichts, was hierauf hindeuten könnte. Während die Prostatakonkremente leicht dadurch erkennbar sind, dass sie aus Schichten zusammengesetzt sind und dass sie sich mit Jod-Jodkalium braun, mit Methylviolett aber rotviolett färben, fand ich nie ein einziges Weskisches Körnchen, das sich mit Methylviolett rotviolett färbte; diese Körnchen nahmen stets den Farbenton der Auflösung an (dasselbe gilt von der Färbung mit Methylenblau und Neutralrot). In zwei Fällen (50- und 63 jährige Individuen) färbten diese Körnchen sich ganz schwach bräunlich durch Jod-Jodkalium, jedoch bei weitem nicht so stark wie die in beiden Fällen vorhandenen Konkremente. Endlich gab es keinen einzigen Fall, wo ich irgend etwas erblickte, was ein direktes Ausstossen dieser Körnchen befürworten, geschweige denn beweisen könnte, wie ich auch niemals ausgestossenes Secret fand, das tinktoriell mit denselben übereinstimmte. Übrigens bot die Struktur der Zellen in allen Fällen grosse Verschiedenheit dar; einige Zellen enthielten viele, andere nur wenige Weskische Körnchen, die wieder anderen gänzlich abgingen, indem diese nur die kleinen Granula enthielten, und noch andere waren hell und hatten weder die grossen noch die kleinen Körnchen. Im grossen und ganzen stimmen mithin die von mir an den Isolationspräparaten beobachteten Verhältnisse mit denen überein, die ich oben als von den fixierten Objekten geltend beschrieb.

Die dritte Art von Körnchen, die ich konstant in den Zellen fand, erwies sich nach Färbung mit den obengenannten Anilinfarben und Jod-Jodkalium als ungefärbte, kleinere Körnchen, die meistens basal in den Zellen lagen, so dass sie in den spitz ausgezogenen Cylinderzellen als eine einzelne Reihe von Körnchen erscheinen konnten, während sie anderseits oft ausserhalb des Kernes, mehr oder weniger mit Weskischen Körnchen untermischt lagen; in den basalen kubischen Zellen fand ich sie sehr häufig über das ganze Protoplasma zerstreut, so dass die ganze Zelle von denselben angefüllt zu sein schien.

Bei Behandlung mit Osmiumsäure färben sich diese Körnchen schwarz, wie sie sich auch mit Sudan und Scharlach stark und schnell färben; anderseits lassen sie sich mittels dieser Methoden nicht an xylolbehandelten Paraffinschnitten nachweisen, und es unterliegt daher keinem Zweifel, dass sie fettiger Natur sind. Dass zunehmendes Alter einen Einfluss auf ihre Menge üben sollte, liess sich nicht nachweisen.

Alle von mir untersuchten Individuen waren relativ blond und pigmentarm; hierin liegt vielleicht eine Erklärung des Umstandes, dass einige Untersucher diese Körnchen als farbig beschreiben; mir war es leider nicht möglich, ein wirklich schwarzhaariges Individuum zur Untersuchung zu erhalten, so dass ich nicht zu entscheiden vermag, ob die mögliche Pigmentierung der Prostata mit der universellen Pigmentierung des Individuums variieren würde. Übrigens erwähnt Maas (l. c. 8), der eine sehr sorgfältige Untersuchung über die Pigmentierung verschiedener Organe des Menschen veröffentlicht hat, mit keinem Worte eine Pigmentierung der Prostata.

II. Secretorische Veränderungen in den Zellen der Prostata des Kaninchens.

Der erste Autor, bei dem wir einen Versuch antreffen, die secretorischen Verhältnisse in der Prostata des Kaninchens klarzulegen, ist Stilling (l. c. 13).

Nach seiner Beschreibung ist die Vesicula seminalis ein Uterus masculinus, während er den oberen, dorsalen Teil der Prostata Vesicula seminalis nennt. Er untersuchte die Prostata vor und nach dem Coitus und fand (l. c. S. 5), dass die Zellen cylindrisch und granuliert sind, dass die Körnchen aber grösstenteils optische Querschnitte eines dichten Faserwerks angeben, das die Zellen fast ganz anfüllt; nach dem Coitus sind die Zellen der Prostata kleiner, breiter und heller und alle Kerne gross, rund, hell und mit deutlichem Kernkörper versehen; man überzeugt sich leicht von der Abnahme des eigentlichen Protoplasmas und von der Zunahme des Paraplasmas, der Interfilarmasse.

Mit Bezug auf den anderen Teil der Prostata, den Stilling als Vesicula seminalis bezeichnet, fand er, dass die Zellen cylindrisch mit hochliegendem Kerne sind; das Protoplasma ist in frischem Zustande völlig homogen, matt schimmernd; Teile des Protoplasmas lösen sich als hyaline Kugeln ab und schliessen sich dem in den Alveolen liegenden Secret an. Nach dem Coitus sind die Drüsenzellen ausserordentlich vergrössert, sie haben eine cylindrische oder birnenförmige Gestalt mit abgerundetem Fusse; das Protoplasma ist homogen wie in den nicht gereizten Zellen. Die eigentliche Secretion des Organes erfolgt also zu einem anderen Zeitpunkte als die Secretion in der Prostata; die Zellen der letzteren geben die während der Ruhe angehäuften Stoffe während des Coitus ab, der Saft in der Vesicula seminalis bildet sich dagegen früher,

während der Pause zwischen den beiden Brunstperioden; während des Coitus wird er nur entleert.

Disselhorst (l. c. 1, 1897) beschreibt das Epithelium desjenigen Teiles der Prostata, den er die Vesicula seminalis nennt (ebenso wie Stilling), als kräftige Cylinderzellen von mittlerer Höhe, die den ovalen Kern im unteren Drittel tragen, und deren grobkörniges Protoplasma nur hier und da eine hellere Partie in der Nähe des Kernes zeigt. Während diese Beschreibung des Epitheliums zunächst den Verhältnissen in Stillings Prostata zu entsprechen scheint, bespricht Disselhorst das Epithel der Prostata als ein einschichtiges, regelmässiges Cylinderepithel, mit grossem, rundem Kerne im unteren Drittel; über die Struktur des Protoplasmas sagt er nichts, und seine Abbildungen (l. c. Figg. 43, 46) geben nur wenigen Aufschluss. In der Ausgabe 1904 stützt Disselhorst sich ausschliesslich auf die Untersuchungen von Rauther und Schaap, weshalb ich mich hier darauf beschränke, diese hier zu referieren.

Rauther (l. c. 11) ist, wie ich bereits früher hervorgehoben habe (l. c. 9), der erste, der eine konsequente embryologische Erklärung der Verhältnisse beim Kaninchen sucht und hierdurch zu dem Ergebnisse kommt, dass das früher als Uterus masculinus Bezeichnete eine Vesicula seminalis ist, dass man die Prostata aber in zwei Abschnitte zu teilen hat, in einen medialen, dorsalen Teil, der Stillings Vesicula seminalis entspricht, und einen unteren, lateralen Teil, der Stillings Prostata entspricht. Die Zellen des medialen, dorsalen Teiles (l. c. S. 427) besitzen ein grobgranuliertes Protoplasma, sind aber meistens von einem hellen Rande umgeben und zeigen oft adhärente, helle, feinkörnige Secretbläschen; die innere Begrenzung der Zellen ist scharf, der Kern ist oval und liegt gewöhnlich in dem dem Lumen zugekehrten Teile der Zelle. Neben breiteren Zellen findet man schmälere, dunkle

Zellen, deren Protoplasmakörper noch mit einem an der äusseren Seite festhängenden Secrettropfen zusammengeheftet zu sein scheint.

Im übrigen Teile der Prostata sind die Epithelzellen hoch cylindrisch, dicht aneinander liegend. Das Protoplasma zeigt eine grobe Granulierung, es färbt sich mit Orange leuchtend gelb, die Zellgrenzen sind undeutlich, der freie Rand der Zelle am öftesten unscharf. Die Kerne sind kreisrund, hier und da ein wenig abgeplattet, und liegen an der Basis der Zelle.

Um zu einiger Klarheit über die Secretionsverhältnisse zu gelangen, untersuchte ich selbst die Prostata von im ganzen acht Kaninchen, teils unter physiologischen Irritationszuständen ihrer Prostata, teils nach Irritation durch subcutane Injektion von Chloretum pilocarpicum.

Kaninchen Nr. 1. Getötet im November, nachdem es sich längere Zeit hindurch in einem anderen Raume als die Weibchen aufgehalten hatte.

Kaninchen Nr. 2. Getötet im Mai unter denselben Verhältnissen wie Nr. 1.

Kaninchen Nr. 3. Getötet im Mai nach Injektion von 10 cg Chloretum pilocarpicum pr. kg.

Kaninchen Nr. 4. Getötet im Juni nach Injektion von 35 cg Chloretum pilocarpicum pr. kg.

Kaninchen Nr. 5. Getötet im August.

Kaninchen Nr. 6. Getötet im Oktober, nachdem es vier Tage lang ohne Verbindung mit Weibchen gestanden hatte.

Kaninchen Nr. 7. Getötet im November unmittelbar nach starker geschlechtlicher Reizung (6—8 Coitusversuche ohne Ejaculation).

Kaninchen Nr. 8. Getötet im Dezember unmittelbar nach 5—6 effektiven Coitus.

Der Kürze wegen bezeichne ich im folgenden denjenigen Teil der Prostata, den Stilling Vesicula seminalis nennt,

und der Rauthers medialen, dorsalen Prostata entspricht, als Prostata A, den übrigen Teil (Stillings Prostata) als Prostata B.

Betrachten wir vorerst die Prostata als eine Gesamtheit, so kann man schon bei schwacher Vergrösserung einen Unterschied der beiden Abschnitte gewahren, indem die Zellen der Prostata B stets gröber granuliert sind als die der Prostata A, und während die Grenze der Zelle nach dem Lumen hin in der Prostata B immer ziemlich geradlinig ist, schieben in der Prostata B die Zellen oft gleichsam ein Bläschen nach dem Lumen vor, und dieses Bläschen schnürt sich später von der Zelle ab und bildet im Lumen ein freiliegendes Klümpchen, was sowohl Stilling als Rauther beobachtete, und was ich durch meine eignen Untersuchungen völlig bestätigt fand.

Alles vorliegende Material wurde in wässeriger gesättigter Sublimatlösung fixiert und nach Einbettung in Paraffin, Zerlegung in Schnitte und deren Aufkleben gefärbt, gewöhnlich mit Hansens (l. c. 4) Eisentrioxylhämatein, mitunter mit Hansens (l. c. 4) Chromhämatein im Verein mit Nachfärbung durch Säurerubin.

Betrachten wir nun erst die Prostata A, so zeigt es sich, dass die Grundform der Zellen die Cylinderzellen sind, die in der Regel einen spitzeren basalen Teil haben, und deren runder Kern hoch im Protoplasma, meistens oberhalb der Mitte der Zelle liegt.

Es wird das Verständnis erleichtern, zuerst die Prostata A des Kaninchens Nr. 7 zu betrachten (starke geschlechtliche Reizung, doch keine Ejaculation); in dieser fanden sich nur zwei Phasen der Secretion, in der einen (Fig. 7) sind die Zellen gedrängt voll von feinen Körnchen, die jede andere Struktur des Protoplasmas verdecken; die Grenze nach dem Lumen hin ist scharf, und man sieht kein Secret in denjenigen Lumina, in welchen diese Zellen sich vorfinden; der Kern liegt hoch

in der Zelle und enthält mehrere grosse Nucleolen. In der anderen Phase (Fig. 8) sind die Zellen zum Teil gross, gleichsam angeschwollen, heller als die ersteren, da die Körnchen mehr zerstreut liegen, und sieht man zwischen diesen ein undeutliches Reticulum; andere Zellen haben um den Kern herum eine dichtere Schicht von Körnchen, wie die erstere Form der Zellen, im peripheren Teile der Zelle dagegen die oben beschriebene helle Protoplasmastruktur, während sie doch im ganzen ihre ursprüngliche Form beibehalten haben; wieder in anderen Zellen wölbt der helle Teil sich mehr nach dem Lumen hervor, so dass die Grenze der Zelle ein über die anderen Zellen hervorragendes Kugelsegment bildet; zuweilen sieht man, wie dieser kugelige Teil des Plasmas sich immer mehr hervorwölbt, wie er an einzelnen Stellen sich nach dem Kern hin einschnürt, und wie er mitunter nur mittels eines ganz dünnen Stieles mit seiner Zelle verbunden ist. Dass es sich hier offenbar um eine Form der Secretion handelt, sieht man daraus, dass man den Zellen sich anlagernde Secretkugeln antrifft, deren Struktur ganz mit der der hier beschriebenen peripheren Protoplasmapartien übereinstimmt. Während dieser abschnürende Vorgang stattfindet, hat sich zugleich basal vom Kerne eine schwach basophile, basalfilamentöse Struktur gebildet, die beim Kaninchen 8 (Fig. 9) ihre höchste Entwickelung erreicht. Hier finden wir nur äusserst wenige Zellen, die solche Secretkügelchen wie der Fall 7 darbieten; die meisten Zellen sind niedrig cylindrisch mit hochgestellten Kernen und gleichmässig feinkörniger Struktur des Protoplasmas, indem sie augenscheinlich ihre Secretkügelchen abgeschnürt haben. Viele Zellen zeigen deutlich drei verschiedene Strukturzonen des Protoplasmas, am meisten basal eine feine und dichte Längsstreifung, die bis an den Kern reicht, der weniger Nucleoli enthält als in den vorhergehenden Fällen und überhaupt heller ist; um diesen herum sieht man die

gewöhnliche feinkörnige Struktur des Protoplasmas, die sich bis an die Oberfläche der Zelle fortsetzt, welche scharf begrenzt ist und kein Anzeigen darbietet, dass Secret unter irgendwelcher Form die Zelle verliesse; in dem peripher zum Kerne liegenden Teile der Zelle findet man zugleich einige stark basophile, grössere, unregelmässige Körnchenbildungen, die in variabler Menge vorhanden sein können, stets aber nur peripher zum Kerne angetroffen werden. Gerade diese Bildungen habe ich sonst niemals wieder im Secrete gefunden, und die Annahme liegt nahe, dass dieselben die Vorstadien der feinen Granula sind, die das eigentliche Secret bilden, da man sie nur in Zellen antrifft, die entweder durch natürliche Irritation oder durch Pilokarpin stark gereizt worden waren.

Die Kaninchen 3 und 4 bieten im grossen und ganzen dieselben Zellformen dar wie Kaninchen 8; nur findet man sehr wenige Exemplare des zuletzt genannten Zellentypus, was mir anzudeuten scheint, dass der Prozess nicht so weit vorgeschritten ist wie beim Kaninchen 8.

Die Kaninchen 1, 2 und 6 zeigen hinsichtlich der Prostata A das Verhalten, dass der durchaus überwiegende Teil der Zellen gleichmässig feinkörnig ist, wie oben mit Bezug auf Kaninchen 7 beschrieben, während man nur sehr wenige kugelige Anschwellungen der Zellen antrifft, und dasselbe gilt vom Kaninchen 5, wo es doch etwas zahlreichere Zellen mit kugeligen Enden gibt.

Fassen wir nun das Obenstehende zusammen, so geht daraus hervor, dass die völlige Entleerung der Zelle während des Coitus stattfindet; wenn bei sexueller Irritation auch eine ziemlich kräftige Secretion vorgeht, erreicht diese doch nicht das Stadium der Secretleere wie nach dem Coitus. Bei den nicht stark gereizten Tieren (1, 2 und 6) sind alle Zellen voll von Secret; dieses muss sich also während der Ruheperiode

bilden, zugleich findet aber offenbar eine kontinuierliche Secretion statt, wenngleich nur in geringem Masse, indem wir hier bei allen drei Tieren kugelige Anschwellungen ganz einzelner Zellen fanden; die Erklärung, weshalb Kaninchen 5 mehr Zellen in Secretion zeigte, scheint mir darin liegen zu können, dass es getötet wurde, nachdem es längere Zeit hindurch in Gesellschaft mit Weibchen gelebt hatte. Bei der histologischen Untersuchung der Prostata B der Kaninchen 1 und 6 erwies es sich nun (Fig. 10), dass die Zellen gleichartige, mittelhohe Cylinderzellen waren, deren gewöhnlich runder Kern völlig basal lag; das Protoplasma war überall vollgepfropft mit grossen, entschieden acidophilen Körnchen. Die Grenze nach dem Lumen hin war ganz scharf, und nirgends fand sich etwas, was andeuten könnte, dass Secret unter irgendwelcher Form die Zelle verlasse oder soeben verlassen habe.

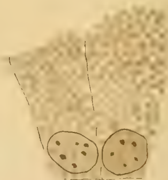
Beim Kaninchen 7 (Fig. 11) fand ich, dass der Reichtum an Körnchen in den Zellen, was einen grossen Teil derselben betraf, abgenommen hatte, indem die Körnchen weiter voneinander entfernt lagen. Die Kerne lagen auch hier basal, und mehrere Zellen standen augenscheinlich im Begriffe, ihr Secret auszustossen, indem man teils an vielen Stellen reichliches, körniges Secret im Lumen erblickt, das dem Inhalt der Zelle durchaus entspricht, teils häufig Zellen ohne scharfe Grenze nach dem Lumen hin findet, in deren peripherem Teile Körnchen liegen, die offenbar im Begriffe stehen, dieselben zu verlassen; Zellen, die ihre Secretion vollständig beendigt hätten, gab es hier nicht. Beim Kaninchen 8 (Fig. 13) fand ich dagegen fast alle Zellen äusserst arm an Körnchen, die an einzelnen Stellen gänzlich fehlten; in einzelnen Zellen konnte man auch hier sehen, wie die Körnchen nahe daran waren, ausgestossen zu werden, so wie es vorwiegend beim Kaninchen 7 der Fall war. In den leeren Zellen lag der Kern oft etwas höher im klaren Protoplasma, dessen Grenze nach





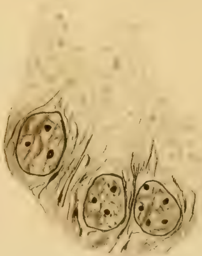












Lith. Univ.-Steindruckerei H. Stürtz A.G. Würzburg
Verlag von J. F. Bergmann

dem Lumen hin zottig, zerrissen, uneben war. Basal zum Kerne und über diesen hinaufdringend sah man in allen leeren Zellen eine faserige, schwach maschige Struktur, deren Elemente vorwiegend in der Längsrichtung der Zelle verlaufen, und die im Besitz entschieden basophiler Eigenschaften ist; wie wir unten sehen werden, bildet sich diese Struktur offenbar während der letzten Phasen der Secretausstossung.

Untersuchen wir nun die beiden pilokarpinisierten Kaninchen, so zeigt es sich schon bei der Section deutlich, dass Pilokarpin die Secretion, auch die der Prostata, steigert, indem die grosse Vesicula seminalis in ihrer Gesamtheit gedrängt voll von Secret ist, wie auch die Prostata grösser, mehr turgeszent ist als bei dem nicht policarpinisierten Tiere. Bei mikroskopischer Untersuchung ist die Wirkung noch auffälliger.

Beim Kaninchen 4 sind die Zellen im ganzen mehr arm an Körnchen als bei den nicht gereizten Tieren; die meisten derselben sind hoch mit sehr wenigen Körnchen, mit lockerem, hellem, grob retikuliertem Protoplasma und zottigem, verschwimmendem Rande nach dem Lumen hin; dasselbe gilt von dem Kaninchen 3, wo die Körnchen indes noch spärlicher geworden sind, und wo man Zellen wie die der Fig. 12 sieht, die fast ganz secretleer sind; nirgends fand ich jedoch die dem Kaninchen 8 charakteristische basale Streifung des Protoplasmas, was meiner Ansicht nach darauf hindeutet, dass diese sich erst bildet, wenn die Zelle möglichst viel Secret ausgestossen hat und beginnt, ihr Protoplasma zwecks einer neuen Secretbildung zu regenerieren. Dass die Zellen dieser Drüse offenbar eine derartige Regeneration unternehmen, ist unter anderem daraus ersichtlich, dass man niemals weder nach normalen Reizungen noch nach Pilokarpin Mitosen in den Zellen antrifft, ebensowenig wie Anzeichen einer direkten Kernteilung; dasselbe gilt von der Prostata A, indem ich auch hier niemals Mitosen bemerkte.

Fassen wir nun das Obenstehende zusammen, so wird das Ergebnis, dass die Prostata B des Kaninchens ihr Secret während der Perioden bildet, wo das Tier nicht geschlechtlich gereizt wird, dass es dasselbe während des Coitus, nicht aber vor diesem ausstösst, da die völlige Leere der Drüse und ihrer Zellen erst nach dem Coitus erscheint und anderseits eine lange geschlechtliche Reizung (Kaninchen 7) nicht imstande ist, das Secret der Drüse zu entleeren oder die völlige Entleerung der Zellen zu bewirken. Dass neben der oben beschriebenen auch eine kontinuierliche Secretion stattfindet, ist wahrscheinlich wegen des Aufbaues der Drüse mit grossen offnen Lumina, dieselbe muss dann aber ganz unmerkbar und zwar so vorgehen, dass es zu keiner völligen Entleerung der Zellen kommt; die oben beschriebenen, ganz leeren Zellen trifft man nämlich nie in der nicht gereizten Drüse an. —

Dass das Pilokarpin auch auf die hier besprochenen Drüsen secretionssteigernd wirkt, ist dem Obenstehenden zufolge ganz unzweifelhaft; doch muss man sehr beheutsam sein, wenn man aus den Verhältnissen bei pilokarpinisierten Tieren auf Tiere unter normalen Zuständen Folgerungen ziehen will. Die Pilokarpinisierung wirkt freilich in derselben Richtung wie das normale Irritament, es ist aber für die Zellformen, die man erblickt, offenbar von grosser Bedeutung, um welchen Zeitpunkt der Pilokarpinisierung man das Tier tötet und das Organ zur Untersuchung herausnimmt; in den hier von mir angeführten Fällen war der Prozess weder in der Prostata A noch in der Prostata B nach der Pilokarpinisierung so weit gelangt wie nach der natürlichen Reizung.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1—4. Prostata eines 24jährigen Mannes. Formalfixation. Färbung mit Chromhämatein, Hansen, — Säurerubin. Zeiss Apochromat 2, homogene Immersion, Kompensationsocular 12. Wirkliche Vergrösserung 2200.

Fig. 1. Die Zelle links ganz hell, retikulares Protoplasma ohne Körnchen in der Zelle rechts ist das Protoplasma mit grösseren und kleineren basophilen Körnchen angefüllt, die sämtlich scharf konturiert sind.

Fig. 2. Das Protoplasma voll von grösseren und kleineren Körnchen, deren einige rein basophil, andere rein acidophil sind. Wieder andere bestehen teils aus acidophiler, teils aus basophiler Substanz, so miteinander vermischt, dass wir bald ein acidophiles Körnchen mit basophilem Kerne, bald das Umgekehrte erblicken.

Fig. 3. Alle Zellen sind voll von kleinen acidophilen Körnchen.

Fig. 4. Die Grenzen der Zellen unscharf, indem einige derselben protoplasmatische Verlängerungen entsenden. Zwei Zonen in der Zelle, eine peripher zum Kerne liegende körnige Zone mit undeutlichem untermischtem Reticulum, eine basal vom Kerne liegende mit deutlichem Reticulum, ohne Körnchen. Am weitesten rechts ein Klümpchen körnigen Secrets.

Fig. 5—6. Zellen in Ausschabungen aus einer Prostata. Zeiss Apochr. 2, homogene Immersion, Kompensationsocular 6. Wirkliche Vergrösserung 1100.

Fig. 5. Zellen aus der Prostata eines 47jährigen Mannes. 5a. Mit Osmiumsäure behandelt, zeigt äusserst grossen Reichtum an den fettähnlichen Körnchen. 5b und c. Ein paar grosse basophile Körnchen peripher vom Kern, die fettähnlichen Körnchen basal von diesem; das ganze Protoplasma fein granuliert.

Fig. 6. Zellen aus der Prostata eines 21jährigen Mannes. Die grossen basophilen Körnchen zeigen eine Teilung in Zonen, die mit der in den fixierten Objekten gefundenen (Fig. 2) übereinstimmt.

Fig. 7—13. Zellen aus der Prostata des Kaninchens. Sublimatfixation Färbung mit Eisentrioxyhämatein, Hansen-Zeiss Apochr. 2, homogene Immersion, Kompensationsocular 12. Wirkliche Vergrösserung 2200.

Fig. 7. Kaninchen 7. Prostata A. Mit Secret angefüllte Zellen mit scharfer, geradliniger Grenze nach dem Lumen hin. Das Protoplasma gleichmässig feinkörnig, mehrere Nucleoli im Kerne.

Fig. 8. Kaninchen 7. Prostata A. Zellen in voller Secretion. Am weitesten rechts eine diffus angeschwollene Zelle mit zerstreuten Körnchen und undeutlichem Reticulum. Die beiden Zellen links im Begriffe, ein Secretkügelchen aus dem peripheren Teile des Protoplasmas zu bilden; beide diese Zellen mit basaler Längsstreifung des Protoplasmas. Vor den Zellen abgeschnürte Secretkügelchen.

Fig. 9. Kaninchen 8. Prostata A. Zellen nach der Secretion. Der Kern heller als in den vorhergehenden Fällen, stark entwickelte basalfilamentöse Streifung des Protoplasmas; in dem peripheren Teile der Zelle basophile, unregelmässig geformte, grosse Körnchen.

Fig. 10. Kaninchen 6. Prostata B. Mit Secret angefüllte Zellen mit scharfer Grenze nach dem Lumen hin.

Fig. 11. Kaninchen 7. Prostata B. Zellen in voller Secretion, wo die Körnchen im Begriffe stehen, das Protoplasma zu verlassen.

Fig. 12. Kaninchen 3. Prostata B. Fast secretleere Zellen, zwei mit unscharfer Grenze nach dem Lumen hin; das Reticulum im Protoplasma mehr hervortretend.

Fig. 13. Kaninchen 8. Prostata B. Zellen mit unscharfer Grenze nach dem Lumen hin und stark entwickelter basalfilamentöser Streifung des Protoplasmas.

Literaturverzeichnis.

1a. Disselhorst, Die accessorischen Geschlechtsdrüsen der Wirbeltiere. Wiesbaden 1897.

1b. — Ausführapparat und Anhangsdrüsen der männlichen Geschlechtsorgane. Jena 1904.

2. Eberth, Die männlichen Geschlechtsorgane. Jena 1904.

3. Fleischer, Beiträge zur Histologie der Tränendrüse und zur Lehre von den Sekretgranula. Anat. Hefte. 78. 1904.

4. Hansen, F. C. C, Über Eisenhämatein, Chromalaunhämatein, Tonerdealaunhämatein, Hämateinlösungen und einige Cochenillefarblösungen. Zeitschrift f. wissensch. Mikrosk. u. f. mikrosk. Techn. XXII. 1905.

5. Heidenhain, Beiträge zur Kenntnis der Topographie und Histologie der Kloake und ihrer drüsigen Anhänge bei den einheimischen Tritonen. Arch. f. mikrosk. Anat. XXXV. 1890.

6. Koelliker, Mikroskopische Anatomie. II. Leipzig 1854.

7. Langerhans, Über die accessorischen Drüsen der Geschlechtsorgane. Virchows Arch. LXI. 1874.

8. Maas, Zur Kenntnis des körnigen Pigmentes im menschlichen Körper. Arch. f. mikrosk. Anat. XXXIV. 1889.

9. Petersen, Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der Vesicula seminalis des Menschen und einiger Säugetiere. Anat. Hefte. 103. 1907.

10. Quain, Elements of anatomy. Vol. III. pt. IV. Splanchnology. London 1898.

11. Rauther, Über den Genitalapparat einiger Nager und Insektivoren, insbesondere die accessorischen Genitaldrüsen derselben. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. XXXVIII. 1904.

12. Schaap, De glandulae genitales accessoriae van het konijin vor en na kastratie. Utrecht 1899.

13 Stilling, Beobachtungen über die Funktion der Prostata und über die Entstehung der prostatischen Konkremente. Virchows Arch. LXXXXVIII. 1884.

14. Testut, Traité d'anatomie. Paris 1893.

15. Walker, Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Physiologie der Prostata. Arch. f. Anat. u. Entwickelungsgesch. 1899.

16. Weski, Beiträge zur Kenntnis des mikroskopischen Baues der menschlichen Prostata. Anat. Hefte. 66. 1903.

Aus dem histologischen Institut zu Stockholm.

VON DER

SECRETION UND ABSORPTION DER DARMZELLEN BEI NEMATUS.

VON

HARALD HOLTZ,
STOCKHOLM.

Mit 1 Abbildung im Text und 12 Mikrophotographien auf den Tafeln 54/57.

Bei Untersuchungen, die ich mit einer allgemein vorkommenden Hemipter-Larve, Nematus, vorgenommen habe, habe ich die Morphologie der Darmzellen auseinander zu setzen versucht, hinsichtlich der verschiedenen Phasen sowohl der Secretion als der Absorption. Die Secretion, von welcher es sich hier handelt, ist diejenige, die von F. Henschen als blasenförmige Secretion bezeichnet worden ist. Dieselbe ist zur letzten Zeit von mehreren Forschern studiert worden; eine detaillierte Beschreibung des histologischen Verlaufes derselben ist noch nie herausgegeben worden. Die Erscheinungen bei der Absorption und die Veränderungen des Bürstenbesatzes, die von derselben hervorgerufen werden, sind — soviel ich weiss — noch nicht beschrieben worden.

Die blasenförmige Secretion wurde zuerst von Ranvier und Heidenhain nachgewiesen. Ranvier fand bei Schweissdrüsenzellen eine Abschnürung von schleim- oder colloidähnlichen Tröpfchen. Heidenhain zeigte, dass bei der Milchsecretion Fetttröpfchen, von Bestandteilen des Plasmas umgeben, von den Zellen der Milchdrüse abgestossen werden. Heidenhains Schüler, Fr. Nissen, zeigte, dass bei dieser Milchsecretion der Kern auch von Bedeutung ist.

Später wurden ähnliche secretorische Vorgänge auch in anderen Organen nachgewiesen. So fanden Lebedeff und Lorenz ähnliche Verhältnisse in den Nierenkanälchen des

Schweines und Altmann zeigte in der Hühnerniere eine Abstossung von grösseren Secretblasen.

Diese Forscher gaben doch keine nähere Erläuterung des Verlaufes. Eine solche wurde zuerst von Nicolas und van Gehuchten geliefert. Nicolas war der Ansicht, dass Produkte, die innerhalb des Protoplasmas entstanden, die Zelle zum Anschwellen bringt an der Seite, die frei ist, d. h. gegen das Lumen. Darnach wird der distale Teil der Zelle, welche diese Produkte enthält, als ein Tröpfchen abgeschnürt. Haben dabei die Zellen einen Bürstenbestaz, so wird dieser nach der Seite gedrängt. Nicolas ist der Meinung, dass die Secretion ein physikalisches Phänomen sei. van Gehuchten wieder schreibt den Zellen hierbei eine aktive Rolle zu, indem sie eine Membran unterhalb des Secretteiles der Zelle bilden sollten und auf diese Weise das Secret von der eigentlichen Zelle abscheiden.

Tempel, Talke und Lüneberg bestätigten und vervollständigten diese Befunde. Talke, welcher Schweissdrüsen untersuchte, behauptet, dass eine Erhöhung der Zelle gebildet wurde und durch diese wird das Secret hinausgeschoben. Nach Lüneberg wird die ganze helle Innenzone abgestossen, so dass nur die dunklere Aussenzone zurückbleibt.

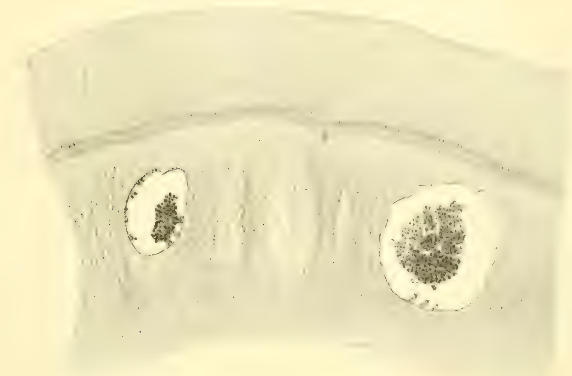
Es steht noch übrig, die Untersuchungen von Henschen zu erwähnen. Er hat die blasenförmige Secretion bei mehreren Tierklassen vergleichend studiert, und er hat bei denselben hinsichtlich dieser Secretion eine gewisse Ähnlichkeit gefunden. Man muss deshalb annehmen, dass sie bei verschiedenen Tieren allgemein vorkommen soll.

Bisher hat man also gefunden, dass das Secret von der Zelle gebildet und in der Innenzone gesammelt wird. Diese schwillt an oder wächst gegen das Lumen hervor. Sobald sich das Secret in genügender Menge gesammelt hat, wird

die ganze Innenzone abgestossen und kommt als ein Tröpfchen oder eine Blase in das Lumen hinein.

Bei meinen Untersuchungen bin ich zum Teil von diesen bisher geltenden Anschauungen ausgegangen. Ich habe dieselben zu ergänzen und gewissermassen zu modifizieren versucht. Daneben habe ich meine Aufmerksamkeit auf alle bisher wenig beachteten Details gerichtet und ich habe versucht, der Secretion durch alle ihre verschiedenen Phasen zu folgen.

Zu einer Untersuchung der Secretion und der Absorption der Darmzellen sind gewisse Evertebraten mehr geeignet als die Vertebraten, denn die Darmzellen der letzteren sind immer so klein, dass eine genaue Beobachtung des hergehörigen Verlaufes bei ihnen wohl kaum möglich ist. Unter den Evertebraten dagegen finden sich viele, die in dieser Hinsicht nichts zu wünschen übrig lassen und besonders die Nematus-Larve ist ein geeignetes und wertvolles Material. Der Darmkanal derselben ist ein gerades Rohr mit ganz ebenen Wänden ohne Falten. Die Zellen (Textfigur 1 und Mikrophotographie 1), aus denen die Wände bestehen, sind ungewöhn-



Textfigur 1.

lich gross und voneinander scharf abgegrenzt. Sie sind kubisch und senden in das Darmlumen einen wohl entwickelten Bürstenbesatz von langen Pseudopodien hinein. Diese durchdringen einen deutlichen Cuticularsaum, der zunächst als eine Stäbchencuticula aufgefasst werden darf. Das Protoplasma der Aussenzone ist längsgestreift. Der Kern ist auch im Verhältnis zu der Grösse der Zellen sehr gross. Natürlich ist nur der mittlere Teil des Darmes in dieser Weise gebaut. Der Anfang (das Stomodaeum) und das Ende (das Proctodaeum) desselben bestehen aus Plattenepithel. Die Larven sind eingesammelt worden, als sie eben bei der Digestionsarbeit waren. Daraus folgt, dass man den Darm immer mit Futter gefüllt sieht, welches aus allerlei Blätterteilen besteht. Diese sind teils unverändert, teils ganz oder teilweise digeriert und nehmen im letzteren Falle die peripheren Teile des Lumens ein.

Das Material ist mit Alc. abs., Chloroform und Eisessig nach Carnoy fixiert worden. Bei der Einbettung war Paraffin am meisten geeignet, weil die Schnitte dabei ganz und eben waren, mit einem Durchschnitt von 4—5 μ. Bei der Färbung habe ich verschiedene Methoden verwandt, wie Eisenalaun-Hämatoxylin nach Heidenhain mit Kontrastfärbung durch Säurefuchsin-Orange oder Eosin-Lichtgrün, Säurefuchsin und Pikrinsäure nach van Gieson; und auch die Mitochondrienfärbung von Benda habe ich trotz der Fixierungsart versucht.

Die eben beschriebenen kubischen Zellen des Darmes bei Nematus haben eine doppelte Aufgabe. Teils sind sie secretorisch, indem sie solche Stoffe bereiten und secernieren, welche für die Überführung des Futters im absorbierbaren Zustande notwendig sind, teils absorbieren sie durch den Bürstenbesatz den digerierten Darminhalt. Daher kann man hier nicht von einer Arbeitsteilung sprechen wie bei höheren Tieren, bei denen gewisse Zellen sercernieren, andere absorbieren.

Die Secretion ist von derselben Natur wie die Excretion der Nieren und geschieht durch blasenförmige Secretion. Sie zeigt nach der Intensität derselben ein verschiedenes Verhalten, aber sie hat im allgemeinen einen bestimmten Verlauf. Das erste bei der Secretion ist eine Veränderung von der Lage und der Gestalt des Kernes (Mikrophotographie 2—4). Man sieht, dass er sich länger in die Innenzone zieht und dabei bekommt er ein längliches Aussehen. Zuletzt befindet er sich dicht unter dem Cuticularsaum. Er erregt nun in einiger Weise das Protoplasma, so dass es sich zu einem oft sehr grossen Kegel, entsprechend der Lage des Kernes, erhebt. Dieser Kegel ragt dann in das Darmlumen hinein und schiebt den Cuticularsaum und die Pseudopodien vor sich hin (Mikrophotopraphie 2). Der Kern ragt nun oft mit dem einen Pol in das Plasma des Kegels hinein, so dass er also zeitweise ausserhalb der ursprünglichen Zellenoberfläche liegt. Der jetzt erwähnte Verlauf kann als d i e e r s t e P h a s e der Secretion betrachtet werden. Der Kern hat seine Lage geändert und die ursprünglich ebene Zellenoberfläche hat sich jetzt auf einer Stelle kegelförmig erhoben, wovon an einem Schnitte der Cuticularsaum zwei Wellenlinien gleicht, welche gegen das Lumen abbiegen, um sich in einer Spitze zu vereinigen. Die Pseudopodien, die vom Anfang überall rechtwinkelig gegen den Cuticularsaum ausgehen, verhalten sich jetzt auch in derselben Weise. Diejenigen Pseudopodien, welche von dem Plasmakegel ausgehen, streben darnach, sich rechtwinkelig gegen den den Kegel deckenden Cuticularsaum, sogleich nach ihrem Austritt aus demselben, zu stellen. Später aber biegen sie gegen das Lumen um und verlaufen parallel mit den übrigen Pseudopodien. Hieraus erfolgt, dass, entsprechend der Erhebung, die Pseudopodien viel dichter stehen und beinahe wie verzottelt sind.

Jetzt ist auch eine Veränderung innerhalb des Kernes ge-

schehen. Man sieht, dass am inneren Pol des Kernes die Kernbestandteile sich verändert haben. Vom Anfang an kamen sie als grosse Körner oder Schollen vor (Mikrophotographie 2), aber jetzt haben sie sich in einer grossen Menge feiner Körner geteilt, die sich am inneren Pol gesammelt haben. Nur an dieser Stelle sind die Kernbestandteile verändert worden. Jetzt birst die Kernmembran am Innenpole, so dass mehrere Öffnungen entstehen und die Körner, wahrscheinlich zusammen mit irgendwelcher Flüssigkeit, aus dem Kern herausgestossen werden. Alle diese Kernbestandteile werden, sobald sie aus dem Kern herausgetreten sind, von Protoplasma umgeben und sie liegen dabei zuerst an der Spitze des Kegels, welcher noch ganz ist. Bald entsteht eine Öffnung an demselben in der Weise, dass der Cuticularsaum an der Spitze des Kegels gespaltet wird, wobei ein Loch oder ein Riss entsteht ohne grösseren Verlust des Cuticularsaums, da derselbe nur auseinandergezogen wird, und durch dieses Loch wird die Secretblase herausgeschoben (Mikrophotographie 2—4). Dieselbe besteht dann aus einer äusserst dünnen Wand aus Protoplasma und aus einer grossen Anzahl von Körnern, die in irgend einer Flüssigkeit liegen.

Die Blase wird jedoch nicht sofort frei. Sie hängt zuerst mit dem Zellkörper durch einen Plasmastiel, der zuweilen kurz und dick, zuweilen lang und dünn ist, kürzere oder längere Zeit zusammen. Der Stiel ist oft von einem Gang durchbohrt. Dadurch steht die Höhle der Secretblase oft mit den Öffnungen der Kernmembran in Verbindung und man sieht dann Körner, welche aus dem Kerne durch den Gang in die Blase hineinwandern. Jetzt ist die zweite Phase, welche das Abstossen des Secrets aus der Zelle umfasst, beendigt. Den Plasmakegel können wir mit einem Vulkan vergleichen, der durch seinen Krater, d. h. den gespaltenen Cuticularsaum, seinen Inhalt, d. h. die Secretblase, herausschleudert.

Endlich tritt die dritte Phase der Secretion ein. Die

Secretblasen, die entweder im Bürstenbesatz von den Pseudopodien dicht umhüllt oder ausserhalb desselben im Darmlumen liegen, können entweder mit dem Zellkörper zusammenhängen oder frei und abgerundet sein (Mikrophotographie 9). Sie platzen nun durch irgend eine Kraft, so dass der Inhalt frei wird. Man sieht, dass die Wand an einer Stelle verdünnt wird und eine Öffnung entsteht, durch welche die Körner sogleich heraustreten. Darnach zerreisst die ganze Blase. Die Körner verteilen sich dann im Darmlumen und werden mit dem Darminhalt meist in der Nähe der Darmwandungen gemischt. Das Secret einer Zelle kann also weit ausser dem Gebiet dieser Zelle geführt werden. Bei der Färbung nach Benda sieht man die sehr blau gefärbten Secretkörner in und zwischen den peripherwärts liegenden, relativ wenig gefärbten Schichten des Futters zerstreut. Die Secretkörner gehen dann einer Auflösung entgegen. Sie werden immer kleiner und verschwinden schliesslich ganz. Wahrscheinlich wandeln sie sich in einer Flüssigkeit um und erst diese wirkt digerierend.

Die Zelle nimmt dabei ihr normales Aussehen wieder an. Der Kern nimmt wieder seinen Platz ein und der Plasmakegel nimmt ab und sinkt zurück.

Eine Regeneration des Cuticularsaums findet also nicht statt, weil es nur nötig ist, dass die voneinander geschiedenen Ränder desselben an der Spitze des Kegels sich wieder vereinigen und dies geschieht, sobald der Kegel zurücksinkt. Diese Rückwandlung zu dem normalen Zustande kann sehr schnell geschehen, so dass die Secretblasen noch innerhalb des Bürstenbesatzes liegen können, wenn der Zellkörper sein normales Aussehen wiedergewonnen hat. Darnach tritt eine Ruhephase ein und die Secretionsarbeit fängt wieder an.

Zuweilen nimmt der Kern an der Secretion nicht so deutlich teil. Er bleibt dann auf seinem Platze oder bewegt sich nur

wenig gegen das Lumen. Er stösst die Körner durch den inneren Pol aus, aber sie geraten jetzt in das Protoplasma und müssen jetzt eine lange Strecke wandern. Sobald sie die Zelloberfläche, oft mehrere zusammen, erreichen, rufen sie Kegelerhebungen hervor, in welche die Körner hineintreten (vergl. Mikrophotographie 8). Dadurch entstehen mehrere, oft sieben bis acht, Kegel an derselben Zelle (Mikrophotographie 6—8). Durch die Spitze der Kegel werden jetzt Secretblasen herausgeschoben (Mikrophotographie 7), welche abgeschnürt werden und in der oben erwähnten Weise platzen. Sie sind jedoch jetzt kleiner als die vorher beschriebenen. Dies ist der Verlauf besonders bei weniger intensiver Secretion. Die Grösse der Blasen ist also von der Intensität der Secretion abhängig. Wenn diese am grössten ist, sieht man kaum irgendwelche typische sondern nur überall innerhalb und ausserhalb des Bürstenbesatzes Mengen von Körner und zerschmetterten Blasenmembranen nebst ganzen Blasen.

Um den verschiedenen Phasen der Secretion zu folgen, ist es vorteilhaft, die Präparate entweder mit Eisenalaun-Hämatoxylin nach Heidenhain oder mit der Mitochondriefärbung von Benda zu färben. Besonders ist die letzte Färbung empfehlenswert, weil durch dieselbe auch die aus dem Kerne herausgetretenen Körner intensiv gefärbt werden. Die Wanderung derselben wird dadurch leicht wahrnehmbar, und man kann auch den Körnern folgen, nachdem die Blasen geplatzt sind. Man sieht dann, wie sie sich erst in die dicht am Bürstenbesatze liegenden digerierten Stoffe verteilen. Oft befinden sie sich in grösseren Mengen zwischen den verschiedenen Schichten der Nahrung, welche wenigstens am konservierten Material wie ein Schleier längs dem Bürstenbesatz der Zellen liegen. Sie verbreiten sich sehr oft in dem Gebiete mehrerer Zellen und dadurch wird die Secretion der verschiedenen Zellen kompensiert, so dass, wenn eine Zelle



Fig 1



Fig 3

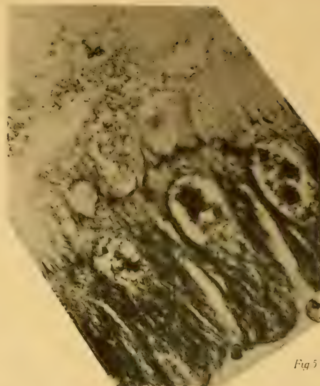


Fig 5



Fig 2

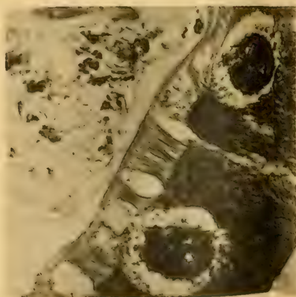


Fig 4

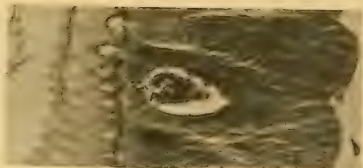


Fig 6

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden

nicht secerniert, das Gebiet dieser Zelle durch die Secretion einer benachbarten versorgt wird. Schliesslich verbreiten sich die Körner auch in die im Centrum des Lumens liegende, nicht digerierte Nahrung und zersetzen dieselbe.

Sobald die Nahrung durch das Secret der Zellen bereitet worden ist, fängt die Absorption der Digestionsprodukte durch die langen, wohl entwickelten Pseudopodien der Zellen an. Diesem Verlauf habe ich mit verhältnismässig grosser Leichtigkeit bei Nematus folgen können.

Betrachtet man zuerst den Darminhalt, sieht man, dass derselbe centralwärts ganz oder wenigstens zum grössten Teil unverändert ist. Weiter peripherwärts, in der Nähe der Zellen, liegt eine Zone von digerierten Substanzen (vergl. Mikrophotographie 8), die wenigstens teilweise aus coagulablen Stoffen besteht, die bei der Fixierung coaguliert haben. Diese Zone besteht immer aus mehreren aufeinander gelagerten Schichten, von denen die meist centralwärts liegenden undeutlich, mehr diffus sind. Die übrigen dagegen sind voneinander scharf abgegrenzt. Die, welche dem Bürstenbesatz direkt anliegt, ist häufig die deutlichste. Die Pseudopodien der Zellen sind oft mehrere miteinander verzottelt, so dass man eine Reihe von Zapfen äusserst im Bürstenbesatze sieht (vergl. Mikrophotographie 7). Zuweilen sind die Pseudopodien alle nach der Richtung, in welcher sich die Nahrung im Darme bewegt, umgebeugt. Gibt man auf die vorher erwähnte, am meisten periphere Schicht acht, kann man beobachten, dass diese sich an einer gewissen Stelle ganz unvermerkt in den Bürstenbesatz hereinschiebt und sich daselbst als eine oft scharf markierte Linie, welche der Oberfläche parallel ist, fortsetzt. Die nächste Schicht der Nahrung nimmt jetzt den Platz der vorigen ein und liegt nun an der Oberfläche des Bürstenbesatzes. Auch diese Schicht geht in ihrer Ordnung in den Bürstenbesatz hinein usw. Gleichzeitig werden von dem Darminhalte durch

Digestion neue Schichten gebildet. In dieser Weise kommen jetzt die vorher ausserhalb des Bürstenbesatzes liegenden Schichten innerhalb desselben zu liegen und man sieht am öftesten ein oder zwei, aber zuweilen auch drei bis vier Linien innerhalb des Besatzes, welche diesen Schichten entsprechen (vergl. Mikrophotographie 10).

Dieser Vorgang vollzieht sich wahrscheinlich in der Weise, dass ein Teil der Pseudopodien eine Schicht ergreifen und dann sich mehr und mehr verkürzen, wobei sie die Schicht näher dem Zellkörper ziehen. Andere Pseudopodien behalten ihre ursprüngliche Länge und erfassen die nächste Schicht und verhalten sich dann wie die vorigen. Die erste Schicht ist dann weiter hineingezogen. Je weiter die Schichten von dem Zellkörper entfernt sind, desto schärfer und deutlicher sind sie (vergl. Mikrophotographie 10). Von diesem Umstand kann man folgern, dass die Pseudopodien gleichzeitig damit, dass sie sich verkürzen, auch Nahrung resorbieren, wodurch die Schichten an Mächtigkeit verlieren. Jede Schicht passiert durch den Bürstenbesatz beinahe parallel mit dessen Oberfläche, und hiedurch muss sie durch den Besatz mehrerer Zellen gehen, ehe sie in unmittelbare Nähe der Zellkörper gelangt. Hier ist sie beinahe ganz absorbiert und sehr schwach und undeutlich.

Eine Komplikation tritt dadurch ein, dass der Zellkörper die für die Secretion charakteristischen Kegel bildet. Dabei wird der Bürstenbesatz und gleichzeitig auch die Absorptionsstreifen an gewissen Stellen gehoben. Dadurch werden diese Streifen nicht gerade wie vorher, sondern wellenförmig oder durch ein Verwachsen der gegen die Zellkörper gerichteten Konvexitäten gerade Linien mit Zapfen, welche mit den Kegeln umwechseln.

Um dem Verlauf der Absorption leichter zu folgen, ist es vorteilhaft, eine Färbung zu benutzen, welche die Zellen-

bestandteile mit einer Farbe und die Nahrungsstoffe mit einer anderen färbt. Dies ist der Fall mit der Methode nach van Gieson und gewissermassen auch nach Benda. Kombiniert man die erstere mit einer schwachen Färbung mit Eisen-Hämatoxylin nach Heidenhain, tritt sowohl die Secretion wie die Absorption deutlich hervor. Die Nahrung im Lumen und die Absorptionsstreifen werden mit Säurefuchsin rot gefärbt, die Pseudopodien mit Pikrinsäure gelb, die Zellkörper mit Hämatoxylin und Pikrinsäure stahlgrau und der Inhalt des Kerns und der Secretblasen intensiv blau. Die Färbung nach Benda ist besonders zu empfehlen, um die Lagerung der Nahrung ausserhalb des Bürstenbesatzes und das Eindringen in denselben zu sehen.

Es ist berechtigt anzunehmen, dass die Secretion und die Absorption auch bei anderen Tierformen wahrscheinlich einen gleichen Verlauf zeigt. Um dieses zu bestätigen, habe ich einige vergleichende Untersuchungen gemacht. Bei Evertebraten, die dem Nematus näher stehen und bei denen die Zellelemente gross sind, sind die Verhältnisse wahrscheinlich ganz dieselben. Bei Harpyia vinula z. B. sieht man folglich eine typische blasenförmige Secretion mit zahlreichen Blasen und man kann hier die verschiedenen Phasen der Secretion wahrnehmen. Auch kann man hier bisweilen einen Absorptionsstreifen sehen. Dasselbe gilt auch für Cossus cossus und Saturnia pavonia. Bei Cossus sind die Secretblasen sehr zahlreich, so dass sie oft die Falten der Darmwandungen ganz ausfüllen. Dabei sieht man nicht nur ganz freie Blasen, sondern auch zwischen diesen grosse Mengen freier Secretkörner.

Schliesslich habe ich auch eine Untersuchung über die Verhältnisse im Colon beim Menschen vorgenommen. An dem Material, worüber ich habe verfügen können[1]),

[1]) Das Material habe ich durch Herrn Prof. Holmgren gütigst bekommen, der seinerseits für dasselbe dem Herrn Prof. Heidenhain zu danken hat.

habe ich einen gut entwickelten Bürstenbesatz getroffen. Von den Phasen der Secretion habe ich eine typische Kegelbildung beobachtet, die eine Blase in den Bürstenbesatz hineinschiebt. Die Blasen sind auch sehr zahlreich. Da keine Nahrung in dem Lumen vorhanden war, habe ich natürlich keinen Absorptionsstreifen sehen können (Mikrophotographie 11 und 12). Die wesentliche Absorption der Nahrung kommt ja übrigens nicht hier, sondern an anderen Stellen vor.

Dem Herrn Prof. Dr. E. Holmgren, welcher mich in meinen Untersuchungen tatkräftig unterstützt hat, sage ich hier besten Dank.

Stockholm, Ende April 1909.



Fig 10



Fig 6



Fig 8



Fig 9



Fig 11

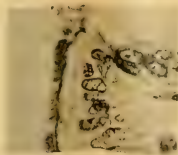


Fig 12

Erklärung der Mikrophotographien.

Mikrophotographie I: Zellen in Ruhe.

Mikrophotographie 2—5: Erste und zweite Phasen der Secretion.

Mikrophotographie 5: Entleerung der Secretballons.

Mikrophotographie 9: von der Zelle gelöste Secretblasen.

Mikrophotographie 6—9: Entstehung multipler Secretblasen aus einer Zelle.

Mikrophotographie 6—8 und 10: Bürstenbesatz mit Absorptionsstreifen.

Mikrophotographie 11: Bürstenbesatz von Kolon eines hingerichteten Menschen.

Mikrophotographie 12: Bürstenbesatz mit Secretblasen in Colon der Menschen.

Literaturverzeichnis.

1. Ranvier, L.: Traité technique d'Histologie. Paris 1875.
2. Heidenhain, R.: Physiologie der Absonderungsvorgänge (S. 338 — 384). Hermanns Handbuch d. Physiologie, Bd. V, 1881.
3. Nissen, F.: Über das Verhalten der Kerne in den Milchdrüsenzellen bei der Absonderung. Arch. f. micr. Anat., Bd. 26, 1886.
4. Lebedeff. S: Zur Kenntnis der feineren Veränderungen der Nieren bei der Hämoglobinausscheidung. Virchows Archiv, 1883.
5. Lorenz, H.: Über den Bürstenbesatz an pathologischen und normalen Nieren. Zeitschrift f. klinische Medizin, Bd. 15, 1889.
6. Nicolas, A.: Contribution à l'étude des cellules glandulaires. Internat. Monatsschr. f. Anat. und Physiol., Bd. VIII. 1891.
7. van Gehuchten, A.: Recherches histologiques sur l'appareil digestif de la larve de Ptychoptera contaminata. La Cellule 1890.
8. Tempel: Die Drüsen der Zwischenklauenhaut der Paarzeher. Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilkunde, Bd. 23, 1897.
9. Talke, L.: Über die grossen Drüsen der Achselhöhlenhaut des Menschen. Arch. f. micr. Anat., Bd. 61, 1902.
10. Lüneberg, E.: Beiträge zur Entwickelung und Histologie der Knäueldrüsen in der Achselhöhle des Menschen. Rostock 1902.
11. Henschen, F.: Zur Kenntnis der blasenförmigen Secretion. Anatom. Hefte, Bd. 26, 1904.

Aus dem anatomischen Institut der Universität Bern. (Laboratorium von Herrn Prof. Dr. K. W. Zimmermann.)

ÜBER DEN
BAU DER VENÖSEN SINUS DER MILZ
DES
MENSCHEN UND RHESUS-AFFEN.

VON

ANNA MANGUBI-KUDRJAVTZEWA,
CHARKOW (RUSSLAND).

Mit 3 Figuren im Texte und 15 Figuren auf Tafel 58/59.

Über die Beschaffenheit der Wand der venösen Sinus der Milz ist in den letzten Jahren so eingehend gearbeitet worden, dass kaum Aussicht vorhanden zu sein scheint, irgend etwas Neues zu eruieren. Wenn wir es dennoch wagen, über diesen Gegenstand etwas mitzuteilen, so geschieht es, weil wir in einigen Punkten bei unseren Untersuchungen zu etwas anderen Resultaten gelangt sind, als z. B. Weidenreich (40). Da diese Arbeit wohl die ausführlichste der neueren Zeit auf unserem Gebiete ist, so werden wir am besten an diese speziell anknüpfen.

In Fragen der Literatur, welche von Weidenreich eingehend berücksichtigt wurde, können wir uns kurz fassen, so weit nicht ein ausführlicheres Citieren angezeigt erscheint. Sowohl in den Literaturangaben, wie in den eigenen Untersuchungen, beschränken wir uns ausschliesslich auf den Bau der venösen Sinus, ohne irgendwie auf den Zusammenhang des venösen und arteriellen Systems einzugehen.

Literatur.

A. Die Endothelzellen.

Die Endothelzellen wurden anfangs gewöhnlich an isoliertem Material untersucht und meist als schmale langgestreckte, mit einseitig stark vorspringendem Kern versehene

Zellen beschrieben. Sie wurden zunächst als Milzfasern bezeichnet, da man ihre wirkliche Bedeutung als Endothelzellen erst später erkannte. Im letzteren Sinne wurden sie von Kowalewsky (20) beim Menschen und mehreren Tierarten beschrieben, und zwar aus einem Körper und zwei einander gegenüberliegenden Fortsätzen bestehend, von denen der eine oft kürzere sich in zwei oder drei Äste teilen soll. Er bildet die Endothelzellen als schmale spindelförmige Gebilde ab, mit einer rundlichen, einseitig vorspringenden und den Kern enthaltenden Verdickung. In Fig. 12, 8 bildet er Zellen in natürlicher Lagerung und vom Lumen aus gesehen ab; man erkennt, dass der verbreiterte kernhaltige Zellabschnitt Teile der Nachbarzellen deckt.

Axel Key (18) gibt über die Endothelzellen nichts weiter an, sondern bemerkt nur, dass er nicht mit Sicherheit habe sehen können, ob sie innerhalb oder ausserhalb der feineren Venenzweige liegen.

Billroth (2) sagt, dass die spindelförmigen Endothelzellen der feineren Äste der Milzvenen beim Menschen nur locker der Venenwand anhaften. Bei der Untersuchung frischer menschlicher Milz findet er von ihnen Massen, teils isoliert, teils membranartig zusammenhängend. Ob sie durch feine Fortsätze angeheftet sind, oder ob sie nur der Venenwandung innen anliegen, lässt er dahingestellt. Bei Kaninchen, Hund und Katze sind die Verhältnisse ähnlich. Bei Schaf, Rind und Schwein sollen die Zellen grösstenteils zu einer homogenen Membran mehr oder weniger verschmolzen sein.

Schweigger-Seidel (34) lässt die langgestreckten Spindelzellen dicht beieinander liegen und so der Gefässwand eine deutliche Längsstreifung verleihen. Die excentrischen, in das Lumen vorragenden Kerne sitzen der schmalen Spindelzelle „mehr sprossenartig“ auf. An recht feinen Schnitten sah er zwischen den Kernen die Querschnitte der Zellfortsätze als

aneinander gereihte punktförmige Kreise. Die Spindelzellen lösen sich leicht voneinander und können infolgedessen im Gegensatz zu den gröberen Venen nicht im Zusammenhang isoliert werden.

W. Müller (28) fand zuweilen verästelte Form. An den feinsten Gefässverzweigungen lässt er die Zellen zu einer „zarten kernführenden Membran“ verschmolzen sein.

Koelliker (19) hielt sie anfangs für Muskelzellen und erkannte erst später ihre endotheliale Natur. Auch Whiting (41) und v. Ebner (7) hielten sie für glatte Muskelfasern.

Kyber (22) sagt, dass die durch einen breiten Kern seitlich ausgebuchteten Epithelzellen durch eine Kittsubstanz zu einer kontinuierlichen Haut zusammengehalten werden.

Henle (12) beschreibt die Endothelzellen als „lange verhältnismässig schmale spindelförmige, gegen beide Enden zugespitzte Zellen, die an die Faserzellen des glatten Muskelgewebes erinnern“. Der kugliche Kern springt in das Lumen vor. Die Kerne sollen nicht nur im Querschnitt, sondern auch der Länge nach dicht aneinander gereiht sein. Dies sei nur dadurch möglich, dass die Zellen sich teilweise decken. Wie dieses Decken gemeint ist, sieht man aus Fig. 437. Dort sieht man etwas locker angeordnete, aber im übrigen ziemlich dicht stehende Spindelzellen mit erheblicher Verdickung des kernhaltigen Abschnittes, welch letzterer seitlich über die schmäleren Teile der benachbarten Zellen herüberragt, und sie so (von der Fläche gesehen) deckt, ganz so, wie es früher schon Kowalewsky (20) in seiner Fig. 12, 8 abgebildet hat. Er verweist auch auf Fig. 436, welche den Querschnitt einer capillaren Milzvene darstellen soll. Dies ist jedoch sicher ein Irrtum, denn der peripher von dem Endothelrohr gelegene helle Ring ist viel zu dick, als dass es sich um die von ihm in Fig. 439 abgebildeten feinen Circulärfasern handeln könnte.

Das Gefäss macht eher den Eindruck einer kleinen Arterie, so dass der dicke Streifen die Ringmuskulatur darstellen würde, wenn auch nicht die Kerne eingezeichnet sind.

Von besonderem Interesse für uns ist das, was er über besondere Verhältnisse der Endothelzellen sagt, sowie die zugehörige Fig. 438: „den Zellen eigentümlich ist eine Einkerbung oder Zähnelung des Randes, welche sichtbar wird, wenn sie schräg oder auf der Kante stehen (Fig. 438). In dieser Stellung erscheint der Rand dunkel, aber in kurzen regelmässigen Absätzen (von 0,006 mm) unterbrochen, wie eingeschnitten, den Einschnitten entsprechend ist die Zelle in der Flächenansicht zuweilen undeutlich durch Querlinien geteilt.“ Aus der Fig. 438 geht hervor, dass die beschriebene Einrichtung der peripheren, d. h. den Ringfasern anliegenden Seite der Endothelzellen entspricht, indem die dem Lumen zugekehrte Seite durch den hier stark vorragenden Kern markiert wird. Gegen die Kernenden zu steigt das Protoplasma, resp. die Lumenoberfläche, stärker an, ist jedoch nicht über den Kern hinwegziehend gezeichnet.

Robertson (31)[1]) gibt an, dass die venösen Capillaren von einer feinen Lage circulärverlaufender Zellen, denen aussen längsverlaufende spindelförmige Zellen anliegen, gebildet werden.

Hoyer (16) spricht nur von spindelförmigen Zellen mit vorspringendem Kern. In Fig. 20 bildet er drei Venen im Querschnitt resp. Schrägschnitt ab, deren Wände feingestrichelt sind. Die Strichelchen entsprechen augenscheinlich dem Endothel resp. den Längsfasern. Trotzdem behauptet er, sowohl im Text als auch in den Figurenerklärungen, es seien Querschnitte der stützenden Reticulumfasern resp. der Circulärfasern zu sehen, was aber nicht der Fall ist. Es liegt hier augenscheinlich eine Verwechselung der protoplasmatischen Längs-

[1]) Citiert nach Hoyer.

fasern (Endothelzellen) mit den bindegewebigen Circulärfasern vor.

Whiting (41)[1]) hält die Endothelzellen für Muskelfasern. Die Sinuswände sollen überhaupt keine Endothelzellen besitzen.

Böhm (4, 5) beschreibt spindelförmige Endothelzellen, welche längsgestreift seien, und zwar sollen drei bis sieben Längsfasern zu jeder Zelle gehören. In seinem Lehrbuch der Histologie (2. Auflage 1898) bildet er eine breite platte, spindelförmige Zelle ab, welche in der Mitte etwa dreimal so breit als der Kern ist. Sie zeigt acht dunkle Längsstreifen, welche den gleichen Abstand besitzen, wie die in der nebenstehenden Figur an der inneren Oberfläche eingezeichneten dunklen Strichelchen, welche er in den Figurenerklärungen als „das gestrichelte Epithel" bezeichnet. Sieht man sich die danebenstehenden Querschnittsbilder genau an, so sieht man die mit Strichelchen verbundenen Kerne zum Teil so dicht stehend, dass sie sich fast berühren. In diesem Falle können sicher die Zellen nicht die Breite der abgebildeten isolierten Zellen besitzen, sondern nur wenig mehr als die eines Kernes. Es gehört also die abgebildete Endothelzelle nicht zu den venösen Sinus oder die Zellen müssten in ihrer Breite sehr variieren.

Im Text gibt er noch an, dass die Zellen „auf Querschnitten den Charakter cubischen Epithels" zeigen. Dies passt jedoch nicht zu der Abbildung, indem die abgebildeten Strichelchen in den Sinusquerschnitten ganz schmal und hoch sind, so dass man ein einzelnes Strichelchen durchaus nicht so auffassen kann. Auch sind in keiner Weise solche Strichelchen so zusammengruppiert, dass sie zu einer Zelle gehörig betrachtet werden könnten, es sei denn, dass es sich nur um die gerade unter einem Kern gelegenen Strichelchen handeln sollte.

---

[1]) Citiert nach Weidenreich.

v. Ebner (8). Die Endothelzellen sollen eine streifige Struktur zeigen, die von längslaufenden, ziemlich dicken Fibrillen herrühre. Die spitz auslaufenden Fortsätze der Zellen zeigen häufig wellige Biegungen oder knotige Verdickungen, wie man sie ähnlich an isolierten glatten Muskelzellen beobachtet. Er schloss daraus, dass die Zellen contractil sein könnten.

Über die Beziehung der Zellen zueinander spricht er sich nicht weiter aus; da er jedoch die bei Injektionen diffus in die Pulpa übertretenden Injektionsmassen für Extravasate, also für Kunstprodukte hält, so scheint er auch in den venösen Sinus normalerweise allseitig lückenlos zusammenhängenden Belag von im übrigen distinkten Endothelzellen anzunehmen.

Weidenreich (40) hat die Wand der venösen Sinus eingehend untersucht und kommt zu dem Schluss, dass dieselbe bestehe: „zu innerst aus einem eigentümlichen Endothel sehr langer und sehr schmaler, stabförmiger, höchstwahrscheinlich contractiler Zellen (Stabzellen), die nicht miteinander direkt zusammenhängen, sondern durch verhältnismässig breite Abstände getrennt sind und in der Mitte eine kurze spindelförmige Anschwellung zeigen, der ein im allgemeinen ovaler Kern aufsitzt; dieser Kern ist wesentlich breiter als die Zelle selbst, springt weit in das Lumen vor und weist häufig eine in der Längsrichtung verlaufende doppelte Einfaltung seiner Membran von der Basis her auf."

Des weiteren gibt er an, dass auf reinen Querschnitten durch einen Sinus oder ein Verbindungsröhrchen das Lumen von lauter kurzen, in das Innere vorspringenden Strichen, die in regelmässigen Abständen voneinander angeordnet seien und im wesentlichen ungefähr die gleiche Breite und Dicke aufweisen, begrenzt sei. Der Kern zeigt in keinem Falle „eine irgendwie deutliche protoplasmatische Umhüllung nach dem Lumen hin, sondern seine Membran liegt völlig nackt vom Blutstrom bespült". An Eisen-Hämatoxylinpräparaten findet er,

dass den dunkelgrau gefärbten Strichen „nach dem Lumen zu und etwas an den Seitenrändern noch eine spärliche, weniger differenzierte Protoplasmaschicht aufsitzt, während die Zwischenräume zwischen den einzelnen Strichen nicht von Plasma ausgefüllt sind (Fig. 5 sz)". Aus den Darstellungen auf Seite 258 und 259 wird man nicht recht klug, bald sagt er: das Lumen erscheint „von einer langen schmalen protoplasmatischen Faser begrenzt (Fig. 3 sz), einzelne tragen eine mittlere Anschwellung nach innen zu, auf der dann der längsovale, ziemlich grosse Kern aufsitzt"; bald spricht er von der Anwesenheit „sehr langer schmaler protoplasmatischer Fibrillen von ca. 2 μ Durchmesser" und sagt dazu, „dass jeder einzelnen Fibrille ein Kern" zukomme. Er bezeichnet dann die „Fibrille" nebst Kern als Zelle (Stabzelle), deren Protoplasma „fein granuliert" sei und „keinerlei Andeutung einer fibrillären Struktur" aufweise. Also die Zelle soll eine Fibrille sein und doch keine fibrilläre Struktur besitzen!

Von besonderem Interesse für uns ist die an die Henlesche Darstellung erinnernde Bemerkung, dass an den auf der Seite liegenden isolierten Zellen „der in situ nach aussen gerichtete Rand in ziemlich regelmässigen Abständen eingekerbt (Fig. 12 i) und die Hervorragungen nach aussen (d) deutlich verdickt" erscheine. Diese Verdickung sei „auf eine Verdichtung des Protoplasmas an den zwischen den Einkerbungen gelegenen Stellen zurückzuführen". Von diesen Verdichtungen spricht er sonst nicht mehr. Es ist auch nicht zu erkennen, ob er etwa die dunklen Stellen in den Zellquerschnitten, welche er in Fig. 5 (sz) abbildet, mit diesen Verdichtungen identifiziert; es scheint uns aus seiner oben citierten Beschreibung der Faserquerschnitte (Striche) hervorzugehen, dass er diese dunklen Stellen für die eigentliche, über die ganze Zelllänge sich erstreckende „Fibrille" oder „Faser" hält.

B. Verbindungen der Zellen miteinander resp. Membran: Lücken in der Wand.

a) Was die Verbindung der Zellen miteinander anbetrifft, so nehmen W. Müller (65) und Kyber (22) eine feste allseitige Verbindung der Endothelzellen an. Woronin (43) spricht von Seitencellularbrücken. Während Rindfleisch (30) und Weidenreich (40) von ausgedehnten Zwischenräumen sprechen.

b) Eine den Endothelzellen zugrunde liegende Membran wird geleugnet von Billroth (2), Schweigger-Seidel (34), Kyber (22), Rindfleisch (30), Lebedjoff (23), Kultschyzky (21) und Hoyer (16); während eine solche angenommen wird von Fenenko (9), Whiting (41), v. Ebner (7), v. Schumacher (32), Weidenreich (40) und Helly (11).

Was die Durchlässigkeit der Wand anbelangt, so nimmt eine solche Billroth (2) und Thoma (37) an, wenn sie auch wirklich von Öffnungen nicht sprechen. Solche fanden jedoch Tigri (39), Rindfleisch (30), W. Müller (28), Sechtem (35), Sokoloff (36), Bannwarth (1), Wicklein (42), Woronin (43) und Mall (27).

Wir möchten hier auf die Angabe von Weidenreich (40) noch etwas weiter eingehen. Er hebt besonders hervor, „dass der Raum zwischen den einzelnen Fibrillen von einer grauen, dünnen, anscheinend leicht granulierten, protoplasmatischen Substanz (m) völlig ausgefüllt ist“. Er stellt nun die Frage auf, ob es sich hier „um eine nicht differenzierte Protoplasmaschicht der Stabzellen“ handle oder „um eine strukturlose, kontinuierliche und nach aussen gelegene Membran, auf der die Zellen unmittelbar aufsitzen würden“. Das erstere soll nicht der Fall sein, da er von eigentlichen Zellgrenzen resp. Kittleisten in der Mitte der „interfibrillären Schicht“ auch mit

der stärksten Vergrösserung nichts nachweisen konnte. Auch konnte er an isolierten Stabzellen von einer Zone undifferenzierten Protoplasmas bei Flächenansichten nichts sehen. Er kommt aus diesen Gründen zu dem Schluss, dass die Interfibrillärschicht einem strukturlosen Häutchen angehören müsste, welchem die untereinander in keiner Weise zusammenhängenden Stabzellen aufsitzen sollen. Er merkt dabei nicht, dass er selbst diese Möglichkeit dadurch ausschliesst, dass er weiter oben die zwischen den Fibrillen gelegene Substanz als eine „leicht granulierte protoplasmatische“ bezeichnet hat. Ist sie granuliert, dann ist sie nicht strukturlos. Ist sie protoplasmatisch, dann gehört sie Zellen an.

Das häufige Auftreten von Lücken zwischen den Stabzellen sieht er als weiteren Beweis für die Existenz einer Membran an. Er nimmt an, das die Öffnungen in der Membran nur vorübergehende seien.

Helly (11) sagt, dass die Lücken in der gitterartigen Wand vielfach gross genug seien, um ein rotes Blutkörperchen ohne Formveränderung durchtreten zu lassen. Das sehr hinfällige und ungemein leicht zerstörbare Häutchen könne der Diapadese kein Hindernis in den Weg legen. Man müsse annehmen, dass die roten Blutkörperchen aus, die weissen Blutkörperchen einwandern.

C. Die Circulärfasern.

Die Circulärfasern werden von einer Gruppe von Untersuchern für leimgebende Bindegewebsfasern resp. für Teile des allgemeinen Fasergerüstes des adenoiden Milzgewebes, von einer anderen für elastische Fasern erklärt. Eine dritte Gruppe nimmt eine mehr vermittelnde Stellung ein.

a) Als leimgebende Fasern werden sie von folgenden Autoren betrachtet: Billroth (3) untersucht sie hauptsäch-

lich an ausgepinselten Präparaten. Henle (12) gibt in seinem Lehrbuch wörtlich an, „die Bindegewebsschichte ist an den capillaren Venen auf ein einfaches Fadennetz (Fig. 439, 1) reduziert, dessen Fäden spiralig und ringförmig mit spitzwinkeligen Anastomosen das Gefäss umkreisen. Die Abstände der Ringe voneinander sind ungefähr gleich den Abständen der Einschnitte an den Rändern der Epithelzellen, und so lässt sich gut vermuten, dass die letzteren Abdrücke der ersteren seien". Ferner gehören hierher Schweigger-Seidel (34), Müller (28), Koelliker (19), Kyber (22), Sokoloff (36), Hoyer (16), Carlier (6) (bei der Katze), Livini (26), Mall (27) (bei Orcein-Behandlung färben sich die Circulärfasern nicht), Hoehl (14).

b) Für ausschliesslich elastische Fasern werden die Ringfasern von folgenden Autoren angesehen: v. Ebner (7) hält die Circulärfasern für die Verstärkung eines kontinuierlichen Häutchens, und zwar diesem eingelagert. Bei der Behandlung mit Orcein sollen sich die Circulärfasern wie elastische Fasern färben, während die eigentliche Pulpa solches nicht aufweise. Auch das Häutchen werde etwas gebräunt. Böhm (4, 5) hält die Circulärfasern ebenfalls nach Anwendung von Orcein für elastische Fasern. v. Schumacher (33) hält auf Grund des morphologischen Verhaltens der Fasern dieselben für elastische, obschon seine Färbungsresultate eher dagegen sprechen.

c) Es folgt jetzt eine Gruppe von Autoren, welche die Fasern auf Grund chemischer Reaktionen zwar nicht für elastische ansehen, sie aber doch nicht unbedingt zum gewöhnlichen collagenen Gewebe rechnen. Der ersten Gruppe steht noch am nahsten Lherell (25), indem er angibt: „wenn ich somit alles zusammenfasse, so sind die Kreisfasern der capillaren Venen zum collagenen Bindegewebe zu rechnen, jedoch mit der Einschränkung, dass sie eine besondere Untergruppe desselben bilden". Hoyer (17) glaubt, dass die Ringfasern Re-

ticulumfasern wären, die infolge der bedeutenden Zunahme des Venenumfanges und der Steigerung des Blutdruckes nicht nur eine eigenartige Anordnung, sondern auch bezüglich ihrer Struktur die Eigenschaft vom elastischen Gewebe annehmen, wahrscheinlich infolge der Entwickelung von elastischen Fäden in ihrem Innern.

Thomé (38) untersuchte mit verschiedenen Methoden die Kreisfasern der capillaren Venen der Milz und kommt zu dem Schluss, dass es leimgebende Fasern seien. Er erklärt sie für „allerdings etwas modifizierte" Reticulumfasern.

Weidenreich (40) sieht die Ringfasern als Reticulumfasern des Milzparenchyms an; sie seien jedoch etwas dicker als die übrigen Fasern; sie sollen der Membran aussen fest anliegen, ohne jedoch mit ihr wirklich verwachsen zu sein. An den Stabzellen sollen sie in bestimmten Abständen Eindrücke machen, wie schon Henle (12) angab.

Bei Anwendung von zur Färbung des elastischen Gewebes dienenden Färbungsmethoden hat er keinen Erfolg, was gegen ihre elastische Natur spreche. Wogegen ihr Aussehen und ihr stärkeres Lichtbrechungsvermögen wieder an elastische Fasern erinnere.

Eigene Untersuchungen.

Als Material standen uns in Sublimat fixierte Milzstücke von einem 19jährigen Hingerichteten, sowie von anderen an Krankheit verstorbenen und erst mehrere Stunden p. m. secierten Individuen, ferner von einem gesunden Rhesus-Affen zur Verfügung, welch letzterer speziell zu histologischen Untersuchungen getötet wurde.

Die Dicke der mit Wasser aufgeklebten Parafinschnitte betrug 2,5—5 μ. Zur Färbung benutzten wir Eisen-Hämatoxylin, die van Giesonsche Methode und Orcein resp. Orzein + Anilinblau. Ferner wurden schon aufgeklebte Präparate sehr vorsichtig mit dem Pinsel stossweise bearbeitet.

A. Mensch.

Untersuchen wir zunächst bei mittlerer Vergrösserung Präparate, in welchen die venösen Sinus gut hervortreten, so finden wir, ganz wie es z. B. Böhm und Davidoff in ihrem Lehrbuch abbilden, die ganze Milzpulpa von venösen Sinus überall so stark durchsetzt, dass in vielen Fällen der Abstand zwischen benachbarten Sinus erheblich kleiner ist, als der Durchmesser der Kanäle, der erheblich schwanken kann, auch kann man vielfach an geeigneten Stellen diese Gefässe netzartig miteinander verbunden sehen, wobei die Maschenweite sehr variiert.

Untersuchen wir die Querschnitte von venösen Sinus, und zwar an Eisen-Hämatoxylinpräparaten, so finden wir an der inneren Seite schmale, nach dem Lumen zu rundliche, nach der Peripherie zu abgeplattete Protoplasmamassen, deren Höhe und Breite Schwankungen unterworfen sind. Das gleiche gilt für die Abstände dieser Massen voneinander. In ein und demselben Sinusquerschnitt sind sie jedoch überall ziemlich die gleichen. Es muss dabei bemerkt werden, dass Höhe, Breite und Abstand von dem Durchmesser der Gefässe unabhängig sind. Wir werden also im allgemeinen um so mehr protoplasmatische Gebilde finden, je grösser der Sinusdurchmesser ist. Wegen den Schwankungen der Grössenverhältnisse und Entfernungen der Protoplasmagebilde voneinander kann es hingegen vorkommen, dass in ganz gleich weiten Gefässquerschnitten die Zahl der Gebilde sehr verschieden ist. Da auch

bei den dicksten Schnitten die Protoplasmamassen immer scharf bleiben; wenn man mit der Schraube arbeitet, so müssen dieselben als Querschnitte von protoplasmatischen Längsfasern (Weidenreichs Stabzellen) aufgefasst werden.

Sehen wir nun diese graugefärbten Faserquerschnitte uns genauer an, so sehen wir ausnahmslos an der peripheren abgeplatteten, den Circulärfasern anliegenden Seite derselben einen ganz dünnen, von dem übrigen Protoplasma scharf abgegrenzten schwarzen Strich, der ganz gewöhnlich in der Mitte etwas dünner erscheint als an den beiden Enden (s. Fig. 1). An etwas weiter differenzierten Präparaten war oft die dünnere Stelle in der Mitte fast ganz entfärbt, so dass statt eines einzigen Striches zwei schwarze Punkte vorhanden waren. Es muss besonders betont werden, dass auch bei geringerer Differenzierung, wobei das übrige Protoplasma noch ziemlich dunkel erschien, niemals die schwarzen Striche seitlich über die Faserquerschnitte, wenn auch nur minimal vorragten oder gar mit den Nachbarstrichen in irgendwelcher Verbindung standen. Auch bei der Untersuchung von Schnitten, die seinerzeit für den mikroskopischen Kurs angefertigt waren und von Material stammten, das mehrere Stunden nach dem Tode der Leiche entnommen, mit Sublimat fixiert und mit Alaun-Cochenille durchgefärbt war (die Schnitte waren noch mit Orange G. in Karbolxylol nachgefärbt worden), konnten wir an den gelblichen Faserquerschnitten die etwas stärker lichtbrechenden Striche in derselben Ausdehnung und Dicke gut erkennen. An Eisen-Hämatoxylinpräparaten vom gleichen Material traten die Striche ebenso schwarz, schmal und scharf hervor, wie bei dem vom Hingerichteten gewonnenen Material. Es handelt sich also hier um eine regelmässig in allen Sinus vorhandene Einrichtung

Häufig bemerkten wir bei der Untersuchung von etwas dickeren Schnitten, dass bei dem Arbeiten mit der Schraube

die schwarzen Striche plötzlich undeutlich wurden und dann verschwanden, um beim Weiterschrauben sofort wieder scharf hervorzutreten, während die übrigen Konturen der protoplasmatischen Längsfasern immer scharf erschienen. Wegen der Häufigkeit dieser Beobachtung konnte an ein Kunstprodukt nicht wohl gedacht werden. Vielmehr mussten wir annehmen, dass die schwarzen Striche Schnittbilder einer dünnen Substanzschicht darstellen, welche nicht kontinuierlich über die ganze Länge der protoplasmatischen Längsfasern sich erstreckt, sondern Unterbrechungen besitzt. Dies fanden wir durch Untersuchungen von Längsschnitten (Seitenansichten der protoplasmatischen Längsfasern) und Flächenansichten der Gefässwände bestätigt (s. Fig. 2). Bei beiden Ansichten zeigte sich die schwarz gefärbte, an Quer- und Längsschnitten als Striche erscheinende Substanz durch die Circulärfasern unterbrochen, so dass, da die Circulärfasern ziemlich regelmässigen Abstand voneinander besitzen, die geschwärzte Substanz aus überall gleich langen und gleich breiten Segmenten besteht. An Stellen sehr dünner Schnitte, wo die Circulärfasern von den Längsfasern aus irgend einem Grund abgerissen waren, konnten wir an den die Circulärfasern berührenden Enden der Segmente eine leichte Verdickung oder, wohl richtiger gesagt, eine leichte Aufbiegung nach der Peripherie zu bemerken (s. Fig. 3).

An Flächenschnitten konnte man, geeignete Differenzierung vorausgesetzt, den Querschnittsbildern entsprechend ein mittleres, helleres, von zwei dunkleren Randstreifen flankiertes Band beobachten.

Gerade bei Flächenansichten tritt die Segmentierung der geschwärzten Substanz deutlich hervor, besonders wenn die Circulärfasern vollständig entfärbt sind und eine Nachfärbung nicht stattgefunden hat. Sonst konnten wir von irgendwelchen besonderen Strukturverhältnissen nichts auffinden.

Wir müssen hier besonders betonen, dass in den bei ganz

dünnen Schnitten häufig beobachteten Fällen von Abreissen der Circulärfasern von den protoplasmatischen Längsfasern die geschwärzte Substanz ausnahmslos mit den Längsfasern im Zusammenhang blieb und dass den Circulärfasern auch nicht einmal minimale Reste anhafteten.

Wir glauben, daraus den Schluss ziehen zu dürfen, dass die geschwärzte Substanz ein Bestandteil der Protoplasmafasern (Endothelzellen, Stabzellen) bildet, aber von dem übrigen Protoplasma verschieden ist. Vielleicht darf man sie mit Cuticularbildungen anderer Zellen vergleichen. Man könnte auch an eine contractile Substanz denken, doch scheint uns dagegen der Umstand zu sprechen, dass dieselbe, wie schon angegeben, in zahlreiche Segmente zerfällt und eine festere Verbindung der Segmentenden mit den Circulärfasern nicht zu bestehen scheint, sonst würden sowohl an frischem wie an fixiertem Material die Endothelzellen nicht so leicht von den Circulärfasern abgelöst werden können.

Wir schlagen vor, die beschriebenen Einrichtungen „Basalplatten" zu nennen.

Bekanntlich hat Böhm (45) angegeben, dass mehrere Längsstreifen (drei bis acht) zu einem Kern gehören sollen, während Weidenreich (40) dies entschieden in Abrede stellt, d. h. jedem Kern nur eine Faser oder umgekehrt zuweist.

Als wir an Querschnitten diese Frage zu entscheiden suchten, glaubten wir anfangs, uns dahin entscheiden zu müssen, dass Böhm recht habe, indem wir ganz gewöhnlich unter einem Kern mehrere Längsfaserquerschnitte fanden, welche mit diesem zusammenzuhängen schienen. Es muss hierbei jedoch betont werden, dass die geschwärzte Basalschicht einer jeden unter dem Kern verlaufenden Längsfaser gerade so selbständig hervortrat wie an Stellen, wo ein Kern nicht sichtbar war.

Zu einer anderen Anschauung sind wir gezwungen worden,

als wir Flächenbilder untersuchten. Wir suchten uns besonders solche Stellen aus, wo möglichst viele Kerne nahe beieinander lagen und die Längsfasern deutlich hervortraten, indem wir uns sagten, dass man aus der mehr oder weniger dichten Anhäufung der Kerne Schlüsse auf die Zugehörigkeit derselben zu einer grösseren oder geringeren Zahl von Längsfasern ziehen könnte. Betrachtet man die Figuren 4 und 5, so wird einem ohne weiteres klar, dass zu einem Kern auch nur eine Faser gehört. Bei Fig. 4 sieht es aus, als ob zu einem Kern zwei und sogar drei Längsfasern gehörten; zählt man jedoch die von den vier zusammengedrängten Kernen bedeckten Fasern, so findet man ebenfalls die Zahl vier, wenn man das äusserste Ende einer Faser, welches sich von oben her unter den am meisten rechts gelegenen Kern schiebt, nicht mitberücksichtigt. Der linke untere Kern gehört zweifellos nur zu einer Faser b; der dicht darüber liegende Kern deckt sowohl die Faser b wie die Faser c und berührt die Faser d. Ganz ähnlich verhält sich der mittlere untere Kern zu den Fasern c und d. Da nun kein Grund vorliegt anzunehmen, dass zu einer Faser zwei oder gar drei Kerne gehören — der oberste Kern schiebt sich mit seinem rechten Rand ebenfalls etwas über die Faser b —, oder dass es sich um ein Syncytium handle, in welchem Kernzahl und Faserzahl ganz unabhängig voneinander wären, so lässt sich der Befund nicht anders deuten, als dass die Fasern a, b, c, d und e je zu einem Kern gehören. In der Abbildung 5 liegen die Verhältnisse noch klarer. Es sind so viele Kerne vorhanden wie Fasern. Da die Kerne ausnahmslos breiter sind als die Längsfasern, so müssen sie besonders, wenn die letzteren dicht zusammengedrängt sind, sich über die Nachbarfasern herüberschieben.

Diese Befunde an Flächenbildern veranlassten uns, noch einmal Querschnitte von venösen Capillaren zu untersuchen. Da fanden wir nun an Schnitten von weniger frischem Material

an zahlreichen Stellen Kerne je nur mit einer einzigen Faser verbunden. Dieser Befund ist wohl so zu erklären, dass p. m. das Protoplasma der Längsfasern sich auflockerte und die Faser selbst, wie wir uns überzeugen konnten, bei gleich bleibender Breite an Höhe zunahm; da die kernhaltige Stelle jeder Faser protoplasmareicher ist als das übrige, wurde die Faser hier noch höher als an anderen Stellen, so dass oft breite Zwischenräume zwischen dem Kern resp. der zugehörigen Faser und den Nachbarfasern auftraten.

Die entsprechenden Befunde an den Sinusquerschnitten in dem kurz nach dem Tode eingelegten Material vom Hingerichteten wären demnach so zu deuten, dass der kernhaltige, seitlich über die zugehörige Faser stark vorspringende Zellabschnitt sich jederseits über ein bis zwei Nachbarfasern bis zu unmittelbarer Berührung herüberschiebt, so dass eine optische Verschmelzung oder eine durch die Fixation bedingte Verklebung eintritt, zumal der seitliche Protoplasmaüberzug des Kernes minimal dünn und vielfach nicht zu erkennen ist.

Was nun die Lage des Kernes innerhalb des Protoplasmas anbelangt, so wird bekanntlich allgemein angegeben, dass derselbe nach dem Lumen zu stark prominiert. Ja, nach Weidenreich (S. 257) zeigt der Kern „in keinem Falle eine irgendwie deutliche protoplasmatische Umhüllung nach dem Lumen hin, sondern seine Membran liegt völlig nackt vom Blutstrom bespült“. Da ein solches Verhalten des Kernes von den gewöhnlichen Verhältnissen stark abweichen würde, haben wir unsere Präparate daraufhin eingehend untersucht. Wir konnten nun an Längsschnitten von Längsfasern regelmässig das Protoplasma sich über die sich etwas verjüngenden Kernenden auf die Lumenseite des Kernes herüberschieben sehen (s. Fig. 2), um allmählich immer dünner und dünner zu werden. Auf der Mitte der Kernvorragung konnte man bei starken Kernfärbungen und schwacher Protoplasmafärbung allerdings von

Protoplasma auch nicht einmal Spuren erkennen. An Präparaten jedoch, welche mit Säurefuchsin nachgefärbt wurden, konnten wir in vielen Fällen besonders an dem am stärksten vorragenden Teil des Kernes einen sehr feinen rötlichen Saum erkennen. Auch an reinen Querschnitten konnten wir das Protoplasma gelegentlich auf eine gewisse Strecke hin an den Seiten des Kernes in die Höhe ziehen sehen, um allmählich dünner und dünner zu werden. Wir glauben daraus den Schluss ziehen zu dürfen, dass der Kern allseits von Protoplasma umgeben ist, wenn auch die auf der Lumenseite des Kernes befindliche Schicht eine nur minimale Dicke besitzt und deshalb gewöhnlich wohl infolge der Nachbarschaft des dunkel gefärbten Kernes nicht zu erkennen ist.

Eine besondere Eigentümlichkeit der Kerne besteht nach Weidenreich darin, dass ganz gewöhnlich auf der der Gefässperipherie zugekehrten Seite der Längsrichtung der Fasern entsprechend ein bis drei, meistens aber zwei Falten sich zeigen, welche an Flächenschnitten der Gefässwände als dunkle Längsstreifen erscheinen. Wir können diese Angabe durchaus bestätigen; wir fanden die gleichen Verhältnisse sowohl bei dem Material vom Hingerichteten, als auch von solchem, welches mehreren Leichen zum Teil erst 24 Stunden nach dem Tode entnommen war. Wir glauben, aus dem Befund den Schluss ziehen zu dürfen, dass die Endothelzellen der Milzsinus sich ursprünglich wie gewöhnliche Gefässendothelien entwickelt haben, dass aber dann ihr querer Durchmesser immer geringer und damit der Kern mehr und mehr nach dem Locus minoris resistentiae, d. h. nach dem Lumen zu, gedrängt wurde. Wenn nun so das Lager des Kernes — besonders auf der basalen Seite — immer mehr verschmälert wurde, musste sich die Kernmembran hier in Längsfalten legen und weiterhin der kernhaltige Zellabschnitt sich über die Nachbarzellen herüberschieben. Es wäre wünschenswert, dass hierüber entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen angestellt würden.

Über die feinere Struktur der Hauptmasse der protoplasmatischen Längsfasern war es uns nicht möglich, ins Klare zu kommen. Wenn sie auch nicht vollständig homogen erschien, so konnten wir doch von besonderen fibrillären oder körnigen Elementen nichts bemerken.

Bei unseren weiteren Untersuchungen hatten wir darauf zu achten, ob in den Zwischenräumen zwischen den protoplasmatischen Längs- und bindegewebigen Circulärfasern noch irgend etwas vorhanden sei oder nicht, und dann, ob dieses Etwas protoplasmatischer Natur sei, d. h. zu den Längsfasern gehöre, oder ob es sich um eine selbständige, zwischen Längs- und Circulärfasern gelegene Basal- oder Grundmembran handle.

Um die erstere Frage zu entscheiden, untersuchten wir zunächst Eisen-Hämatoxylinpräparate, welche nur ganz kurze Zeit differenziert waren und bei denen schon bei mittlerer Vergrösserung Längs- und Circulärfasern als schwarzes Gitter scharf hervortraten. Bei der Untersuchung mit Seiberts apochromatischer Ölimmersion (2 mm) bestand die Gefässwand in vielen Fällen aus einem einfachen Netzgitter, in dessen Maschen, von durchwandernden Leucocyten abgesehen, nichts zu erkennen war. An anderen Stellen jedoch fand sich, wie in Fig. 7, eine bläulichgraue Masse, durch welche die dunkler gefärbten Circulärfasern deutlich hindurchschimmerten. Diese Masse konnte ununterbrochen mehrere in Quer- und Längsrichtung aneinander gereihte Maschen membranartig decken. In sehr vielen Fällen jedoch fanden sich in der Masse Lücken von sehr verschiedener Grösse; oft waren sie minimal klein und konnten sich dann zu mehreren in einer einzigen Masche finden. In einem solchen Falle lagen sie jedoch stets in einer Reihe, welche mit den Längsfasern parallel verlief und von den beiden benachbarten Längsfasern ziemlich gleiche Entfernung zeigte. Von den Circulärfasern konnten sie sehr verschieden weit entfernt sein. Es muss hier gleich bemerkt werden, dass diese

Öffnungen bei ihrer Kleinheit wohl nicht infolge Durchwanderns von Leucocyten entstanden sein konnten; es sei denn, dass infolge einer eigenartigen Struktur der Masse die Öffnungen nach dem vollständigen Durchwandern der Leucocyten sich bis zu einem gewissen Grade verengert haben. Ausserdem fanden sich grössere, bald einen, bald mehrere Zwischenräume zwischen den Ringfasern in Anspruch nehmende Öffnungen. An den Enden waren dieselben bald mehr abgerundet, bald, und zwar häufiger, zugespitzt (s. Fig. 5 und 6).

Wir glauben, daraus den Schluss ziehen zu müssen, dass die fragliche membranartige Masse eine Spaltbarkeit in bestimmter Richtung besitzt, welche von den Längsfasern und nicht von den circulären abhängig ist: die Stellen des geringsten Widerstandes bilden Linien, von denen jede zwischen zwei benachbarten Längsfasern in der Mitte liegt. An vielen Stellen fanden wir ausgedehntere Abschnitte von Sinuswänden, an denen zwischen den Längsfasern überhaupt nichts mehr von einer membranartigen Substanz zu sehen war: vielmehr erschien das Ganze als ein Gitter mit offenen Maschen, woraus hervorzugehen scheint, dass, wenn einmal Spalten eingetreten sind, diese sich gewöhnlich nicht mehr schliessen, sondern eher an Ausdehnung zunehmen. Was diese membranartige Substanz für eine Bedeutung hat, geht aus folgendem hervor:

An in gewöhnlicher Weise differenzierten, aber mit Säurefuchsin oder nach van Gieson nachgefärbten Eisen-Hämatoxylinpräparaten konnten wir an besonderen geeigneten Stellen bei Flächenansicht der Gefässwand in der blassrötlich gefärbten Zwischensubstanz mitten zwischen den Längsfasern und parallel mit ihnen verlaufend eine äusserst feine, etwas dunkler gefärbte, oft etwas geschlängelte, in der Regel körnige Linie beobachten (s. Fig. 4, 5 u. 6). Fanden sich an anderer Stelle im gleichen Zwischenraum kleine Löcher, so bildeten diese stets Unterbrechungen der betreffen-

den Linie. In keinem Falle sahen wir die Linie seitlich an den Öffnungen vorbeigehen.

An Querschnitten von venösen Sinus konnte man erkennen, dass da, wo zwischen den Längsfasern noch eine Substanz vorhanden war, dieselbe die ganze Höhe des Zwischenraumes ausfüllte, so dass die innere Gesamtoberfläche des Sinus abgesehen von den stark vorragenden Kernen ziemlich glatt erschien. Man konnte auch hier in besonders günstigen Fällen in der hellen Zwischensubstanz je eine von den benachbarten Längsfasern gleich weit entfernte, äusserst zarte, feinkörnige Linie erkennen, welche ebenfalls durch die ganze Wanddicke des Sinus zu verfolgen war. Wir müssen noch hervorheben, dass an dem am Lumen liegenden Ende der Trennungslinie irgend eine Verdickung oder ein stärkeres Hervortreten der Linie nicht zu beobachten war. In Fig. 1, noch besser aber in Fig. 8, welche einen Schrägschnitt darstellt, lässt sich die Trennungslinie (Ebene) deutlich erkennen (bei a). Die letztere Figur zeigt ebenfalls gut, dass die zwischen den dunkleren Längsfasern befindlichen helleren Protoplasmamassen gleich weit bis zu dem Lumen sich erstrecken, wie die Längsfasern selbst.

Diese Befunde glauben wir nur in einem Sinne deuten zu können: die zwischen den Längsfasern befindliche Zwischensubstanz *gehört zu den letzteren. Die bei Längs- und Querschnitten nachweisbaren körnigen Linien markieren Zellgrenzen; die Öffnungen sind Intercellularlücken.* Eine Endothelzelle eines venösen Sinus besitzt also in vollständiger Ausbildung einen langgestrecken schmalen Zelleib, der aus einem mittleren, über die ganze Zelle sich erstreckenden verdichteten und in seiner Längsmitte den Kern tragenden Streifen (Längsfaser), sowie zwei seitlichen, die Längsfaser zwischen sich fassenden, sich heller färbenden Seitenstreifen besteht. Die Seitenstreifen sind

mit den gleichen Gebilden der Nachbarzellen verhältnismässig locker verbunden. Ist eine Kittsubstanz vorhanden, worauf die feinen dunkleren Körnchen hindeuten, so kann sie nur äusserst minimal entwickelt und muss leicht zerstörbar sein. Eigentliche Schlussleisten, wie sie bei Epithelien so regelmässig auftreten, aber auch bei Gefässendothelien, wenn auch viel schwieriger darstellbar sind, liessen sich nicht nachweisen. Tritt eine etwas grössere Trennung ein, so zieht sich das Protoplasma der betreffenden Seitenstreifen möglichst auf die entsprechenden Längsfasern zurück, so dass, falls eine ausgedehntere Zelltrennung vorliegt, von einem Seitenstreifen nichts mehr zu sehen ist, und, wenn etwa vollständige Trennung auf beiden Seiten einer Zelle eingetreten ist, die ganze Zelle nur aus einer langgestreckten kernhaltigen und mit regelmässigen Querkerben (für die Circulärfasern) und Basalplatten versehenen Faser besteht. Während die Längsfaser eine innige Verbindung mit den Circulärfasern eingeht, scheint dies bei den Seitenstreifen nicht der Fall zu sein. Wir glauben, dies daraus schliessen zu müssen, dass bei dem Vorhandensein einer über eine oder mehrere Circulärfasern hinweggehende Spalte die seitlichen Ränder der Endothelzellen ganz gerade verlaufen und niemals auf den Circulärfasern Auszackungen zeigen, welche man doch hie und da finden müsste, wenn die Seitenstreifen mit den Circulärfasern, wenn auch noch so leicht, verklebt wären.

Von einer den stärker färbbaren Basalplatten der Längsfasern entsprechenden Einrichtung konnten wir an den Seitenstreifen nichts beobachten.

Dass das Quantum der Seitenstreifen ein nicht allzu minimales sein kann, geht aus der Fig. 7 hervor. Dort sind die Längsfasern an Stellen mit vollständig erhaltenen Seitenstreifen deutlich schmäler als an Stellen mit durchgehenden Intercellularspalten. Hier haben die Fasern wahrscheinlich durch

Herumlagerung und Verdichtung der Seitenstreifensubstanz einen Zuwachs erhalten, welcher sich in einer Vergrösserung des Breitendurchmessers bemerklich macht.

Man könnte nun fragen, warum denn an frischen isolierten Endothelzellen solche Seitenstreifen nicht sichtbar sind? Dies ist leicht zu begreifen: isoliert man nämlich z. B. ganz frische Leberepithelzellen durch Schaben und untersucht sie in physiologischer Kochsalzlösung, so erscheinen sie mehr kugelig, während die Zellen doch in situ scharfkantige Polyeder bilden. Man denke ferner an die kugelrunden Öltropfen in einer Emulsion. Wir müssen eben annehmen, dass die halbflüssigen, zarten Seitenstreifen sich auf den derberen Hauptstamm (Längsfaser) der Zellen zurückziehen und mit diesen dann einen einzigen Strang von rundlichen Querschnitten bilden. Will man die wahre Gestalt einer Zelle erkennen, so darf man sie nie in isoliertem frischem Zustande, sonder nur in situ untersuchen!

Zu der Fig. 7 ist noch zu bemerken, dass von Zellgrenzen hier nichts zu sehen ist. Es liegt dies wohl daran, dass durch die stärkere Färbung der Seitenstreifen der Endothelzellen bei sehr unbedeutender Entwickelung resp. Färbbarkeit der die Nachbarzellen verbindenden Einrichtungen (Kittsubstanz?) ein färberischer Unterschied nicht eingetreten ist. Wie oben bemerkt, konnten wir die Zellgrenzen nur bei Nachbehandlung mit Säurefuchsin resp. nach van Gieson erkennen.

Wir haben nun noch die Frage zu erörtern, ob eine von dem Endothelbelag unabhängige, also nicht protoplasmatische Grundmembran in der Wand der venösen Capillaren der Milz vorhanden sei oder nicht. Wir müssen zugeben, dass, wenn wir auch nachgewiesen zu haben glauben, dass in den Zwischenräumen zwischen den Längsfasern noch Bestandteile der Endothelzellen vorhanden sein können, damit noch nicht ohne weiteres bewiesen ist, dass eine weitere, den Endothelzellen

dicht angelagerte Basalmembran sui generis vollständig fehlen müsse. Wir haben nämlich durchaus nicht ausnahmslos in allen Zwischenräumen zwischen den Längsfasern Zellgrenzen gesehen in Fällen, wo noch ein schwacher Farbenton bemerkbar war. Nun dürfen wir aber nicht vergessen, dass in unserem Falle die Zellgrenzen äusserst zart sind und infolgedessen leicht übersehen werden können, und dass ferner Fälle bekannt sind, bei denen Zellgrenzen nicht immer deutlich darstellbar sind, wie an dem Endothel der Membrana hyaloidea des Frosches, und solche, bei denen Zellgrenzen bisher mit keiner Methode sichtbar gemacht werden konnten, wie an den Capillaren der Lobuli in der Säugetierleber. Es liegt also kein zwingender Grund vor, dass bei dem Fehlen von Zellgrenzen an einer gefärbten, die Faserzwischenräume ausfüllenden Substanz, diese letztere ausschliesslich eine nicht protoplasmatische Grundmembran sein müsse. Die entsprechenden Tafelfiguren (7, 8, 9 auf Tafel 14) in der Weidenreichschen Arbeit stimmen so sehr mit unseren Figuren 5 und 6 überein, dass wir anzunehmen geneigt sind, dass das, was er zwischen den Fasern gesehen und abgebildet hat, Zellprotoplasma sei, in welchem er keine Zellgrenzen beobachtet hat.

Wir möchten noch hinzufügen, dass wir mit Wasser aufgeklebte und vollständig gefärbte Schnitte vorsichtig mit dem Pinsel bearbeitet haben. Wohl konnten wir dadurch Circulärfasern und Längsfasern voneinander trennen, so dass wir an den letzteren die verhältnismässig tiefen, durch die Circulärfasern verursachten Eindrücke gut erkennen konnten. Von einer zusammenhängenden, von den Zellen unabhängigen Membran konnten wir nichts auffinden, was jedoch ebenfalls kein absoluter Beweis gegen das Vorhandensein einer Grundmembran ist, da das Pinseln, wenn auch noch so vorsichtig ausgeführt, doch eine rohe Manipulation ist.

Auch der Umstand, dass die Circulärfasern in tiefe



Fig. 1.



Fig. 4.

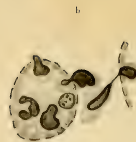


Fig. 9.

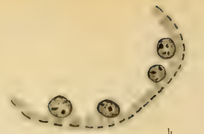


Fig. 10.



Fig. 2

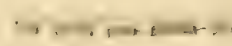

Fig. 3.



Fig. 11.

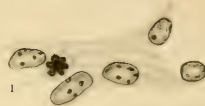
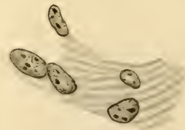


Fig. 12.


Fig. 5.


Fig. 6.


Fig. 13.

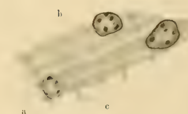


Fig. 15.

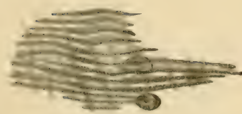

Fig. 7



Fig. 8.

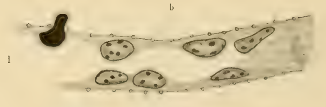


Fig. 14.

K. W. Zimmermann ad nat. del.

Verlag von J. F. Bergmann in Wiesbaden.

Einkerbungen der Längsfasern eingelassen sind, scheint uns gegen die Existenz einer besonderen, nicht protoplasmatischen (Basal-) Membran, welche zwischen den Circulär fasern und den Endothelzellen liegen müsste, wohl aber für direkte und unvermittelte Verbindung der beiden Wandkomponenten zu sprechen.

Es könnte vielleicht jemand auf den Gedanken kommen, dass die von uns als Basalplatten bezeichneten Bildungen der Längsfasern in ihrer Gesamtheit eine Grundmembran darstellen. Dies müssen wir aber deshalb zurückweisen, weil diese Gebilde, wie wir eingehend auseinandergesetzt haben, ausschliesslich den eigentlichen mittleren, verdichteten Protoplasmastreifen der Endothelzellen (Längsfasern) angehören, nicht aber den zarteren Seitenstreifen, dass ferner an der Oberfläche der die Circulärfasern aufnehmenden Querkerben nichts vorhanden ist, was an sie erinnert. Aus diesen Gründen glauben wir den Schluss ziehen zu müssen, dass das Vorhandensein einer zwischen den Endothelzellen und Circulärfasern gelegenen Grund- oder Basalmembran nicht erwiesen ist, und dass das, was Weidenreich in den Zwischenräumen zwischen den Längsfasern gesehen und als Membran gedeutet hat, zu den Endothelzellen zu rechnen ist, und dass die Lücken, die er gefunden hat, durch Auseinanderweichen der Endothelzellen entstanden sind.

Was nun die Circulärfasern anbelangt, so darf wohl durch die Untersuchungen anderer Autoren als feststehend angesehen werden, dass dieselben mit dem allgemeinen, feinen bindegewebigen Fasergerüst der Pulpa innig zusammenhängen, mit anderen Worten, dass sie nur einen durch besondere Anordnung ausgezeichneten Teil des letzteren darstellen. Auch wir können dies bestätigen. Auch fanden wir nicht selten Gabelungen, so dass auf der einen Seite des ganzen Sinus eine Faser mehr vorhanden und die Entfernung zwischen ihnen eine geringere war als auf der anderen.

Die Beziehungen der Circulärfasern zu den protoplasmatischen Längsfasern sind bei der Beschreibung der letzteren eingehend berücksichtigt worden, weshalb wir auf die dortigen Angaben verweisen.

Was nun die Frage betrifft, ob die Circulärfasern aus leimgebender oder elastischer Substanz bestehen, so scheint uns dieselbe durch die bisherigen Arbeiten nicht entgültig gelöst zu sein.

Um diese Frage zu entscheiden, haben wir zunächst die van Giesonsche Methode angewandt. Wir wurden hierzu durch unsere Erfahrungen bei der Färbung von Präparaten des Lig. nuchae des Rindes veranlasst. Dort färben sich die dicken elastischen Fasern schwefelgelb, während die leimgebenden einen leuchtend roten Farbenton annehmen. Das gleiche Resultat erhielten wir nun auch bei der Milz: Kapsel, Trabekeln, Circulärfasern und Reticulum des adenoiden Gewebes erschienen rubinrot, während die protoplasmatischen Längsfasern der venösen Capillaren mehr graugelblich gefärbt erschienen. An Längsschnitten der letzteren, bei denen die Circulärfasern quer getroffen waren, sah es aus, als ob die Wände aussen mit kleinen Rubinen besetzt wären. Besonders schön trat dies hervor bei Anwendung eines Ölimmersion-Systems.

Nach Färbung mit Orcein (nach Unna-Taenzer) waren die Circulärfasern wie das Gerüst des reticulären Gewebes und die leimgebenden Fasern der Kapsel und der Trabekeln bräunlichgrau gefärbt, während die elastischen Fasern der Arterien und Trabekeln intensiv schwarzbraun erschienen, auch wenn sie erheblich dünner waren als die Circulärfasern der venösen Capillaren. Oft jedoch hatten die Circulärfasern einen ein wenig dunkleren Ton als die Fasern des allgemeinen Gerüstes des adenoiden Gewebes angenommen. Es mag dies darauf beruhen, dass die letzteren etwas dünner sind als die Circulär-

fasern; doch müssen wir die Möglichkeit zugeben, dass die Substanz der Circulärfasern entweder chemisch oder in ihrer Dichtigkeit von den übrigen leimgebenden Fasern der Milz etwas verschieden ist. Bei der Färbung mit Orceinwasserblau nahmen die Circulärfasern wie die leimgebenden Fasern des Balkenwerkes einen blauen, die elastischen Fasern einen braunen Ton an.

Aus diesen Färbungsergebnissen scheint uns hervorzugehen, dass die Circulärfasern des Menschen mit elastischen Fasern nichts zu tun haben, sondern dass sie aus vielleicht etwas modifizierter collagener Substanz bestehen.

B. Rhesus-Affe.

Die Verhältnisse beim Rhesus-Affen stimmen mit denjenigen beim Menschen im allgemeinen so sehr überein, dass wir uns kurz fassen können. Es sei im voraus bemerkt, dass die Verhältnisse hier insofern etwas primitivere und deshalb für die Beurteilung etwas günstigere sind, weil oft noch auf grosse Strecken hin ein zusammenhängender Endothelbelag besteht.

Was zunächst die Längsfasern anbelangt, so besitzt auch hier jede Zelle ein einziges Gebilde dieser Art in Gestalt eines dunkel färbbaren Stabes, der über die ganze Länge der Zelle verläuft, und an dem wir besondere Strukturverhältnisse nicht mehr erkennen konnten. Dieses Gebilde ist im Bereich des Kernes häufig etwas verbreitert und liegt ihm so dicht an, dass wir nicht bestimmt entscheiden konnten, ob der Kern in der Fasersubstanz stecke oder ob die Faser nur an ihm vorbeiziehe.

Als wir Gefässquerschnitte an mit Eisen-Hämatoxylin behandelten Präparaten untersuchten, fielen uns wie beim Menschen an der der Gefässperipherie entsprechenden, also basalen

Seite der grau gefärbten Längsfaserquerschnitte blauschwarz gefärbte Striche mit oft etwas verdickten Enden auf, diese Striche waren genau so lang wie die basale Oberfläche der Längsfasern breit war (s. Fig. 9, 10 und 11). Auch an axialen Gefässlängsschnitten konnten wir diese Gebilde erkennen. Sie waren jedoch nur so lang, als die Zwischenräume zwischen den Circulärfasern breit waren. Da, wo die letzteren den Längsfasern anlagen, war von einer dunkleren Färbung an der Faseroberfläche nichts zu bemerken. Es handelt sich also hier um die gleichen cuticulaartigen Basalplatten wie beim Menschen.

Wir möchten noch hinzufügen, dass an den Präparaten, welche nur mit Alaun-Cochenille und schwach mit Orange G gefärbt waren, die Basalplatten an Faserquerschnitten als glänzende, also stärker lichtbrechende Striche hervortraten. Eine Beobachtung, die wir ebenfalls beim Menschen gemacht haben. Es muss sich also hier um eine Substanz handeln, die von dem übrigen Protoplasma der Endothelzellen verschieden ist.

An den gleichen Schnitten konnten wir nachweisen, dass die Circulärfasern häufig so tief in die protoplasmatischen Längsfasern eingelassen waren, dass die letzteren mit zahlreichen, gleich weit voneinander entfernten Querrinnen mit halbkreisförmigem Querschnitt versehen erschienen. Zuweilen waren die Kerben allerdings etwas weniger tief als beim Menschen.

Nachdem wir die Längsfasern untersucht hatten, hatten wir die Frage zu prüfen, ob in den Zwischenräumen zwischen ihnen noch irgend eine Substanz vorhanden sei oder nicht, und im bejahenden Falle, ob diese Substanz zu den Endothelzellen gehöre, oder ob sie als eine von diesen unabhängige Membran im Sinne von Weidenreich aufzufassen sei. Bei genauerer Untersuchung von Flächenbildern und zwar besonders bei mit Säurefuchsin nachgefärbten Präparaten, stellte

sich heraus, dass ganz gewöhnlich die Wände der venösen Sinus nicht gitterartig unterbrochen, sondern dass die Maschen mit einer blassrötlich gefärbten Substanz ausgefüllt waren. An Schrägschnitten ganzer Sinus, welche wir zufällig beim Rhesus-Affen häufiger und unter günstigeren Verhältnissen antrafen als beim Menschen, fiel uns auf, dass die Schnittenden der Längsfasern sich nicht wesentlich über den Schnittrand der hellen, die Interstitien zwischen den Längsfasern ausfüllenden Substanz fortsetzten, woraus wir schliessen mussten, dass diese Zwischensubstanz ziemlich die gleiche Höhe besitze wie die Längsfasern (s. Fig. 12, 13 und 14). Dies wurde auch durch Beobachtung von Gefässquerschnitten bestätigt (s. Fig. 9, 10 und 11). Man konnte fast überall die Zwischensubstanz von der Peripherie bis zur inneren Oberfläche der Längsfasern verfolgen, so dass meist eine fast vollständig glatte innere Gefässoberfläche vorhanden war. Nur hier und da überragten die eigentlichen Längsfasern die Zwischensubstanz in Gestalt einer ganz flachen Vorwölbung. Wir müssen hier bemerken, dass wir zur Untersuchung nur solche Querschnitte wählten, auf deren innerer Seite weder rote und weisse Blutkörperchen noch irgendwelche Gerinnsel angelagert waren, um sicher zu sein, das wir nicht zufällige Substanzablagerungen für fixe resp. präformierte Wandbestandteile hielten.

Diese Zwischensubstanz machte nun gar nicht den Eindruck einer zwischen den Längsfasern und den Ringfasern liegenden Membran, denn dann hätten die Längsfasern in die Membransubstanz eingebettet sein müssen, da die letztere ja die Zwischenräume zwischen den Längsfasern in ihrer ganzen Höhe ausfüllte. Es war viel eher anzunehmen, dass die Zwischensubstanz protoplasmatischer Natur sei und zu den Längsfasern resp. Endothelzellen gehörte. Bei sorgfältigster Untersuchung von Querschnitten und Flachschnitten der venösen Sinus an besonders günstig gefärbten Schnitten konnten wir denn

auch genau in der Mitte zwischen den Längsfasern je eine Trennungsebene in Gestalt einer etwas dunkler gefärbten sehr feinen, bald körnigen, bald nur aus einzelnen unterbrochenen Strichelchen und Pünktchen bestehenden Linie erkennen (siehe Fig. 12, 13, 14 und 15). An Querschnitten sahen wir die Trennungsebene durch die ganze Dicke der Wand gehen, ohne dass an der inneren Oberfläche eine auf das Vorhandensein einer Kittleiste schliessen lassende Verdickung vorhanden gewesen wäre. Es bestehen also auch hier die Endothelzellen aus einer mittleren dichteren und sich dunkler färbenden Längsfaser und je einem auf jeder Seite derselben gelegenen, weniger färbbaren und weniger dichten Seitenstreifen von gleicher Höhe, aber weit geringerer Breite als die Längsfaser. Die Breite des seitlichen Protoplasmastreifens ist sogar gewöhnlich geringer als die halbe Breite der Längsfaser.

Was die Höhe der Endothelzellen anbelangt, so variiert dieselbe erheblich, wie der Vergleich der Fig. 9, 10 und 11 lehrt, welche bei der gleichen Vergrösserung gezeichnet sind. Das Gleiche gilt auch für die Breite (vergl. Fig. 12, 13, 14 und 15). Es kann dabei bei verschiedener Höhe die Breite, bei verschiedener Breite die Höhe gleich sein.

Der in jeder Zelle nur in der Einzahl vorhandene Kern liegt excentrisch auf der Lumenseite und ragt stark in das Lumen vor. Deutlicher noch als beim Menschen konnten wir den Kern allseits von einer dünnen Protoplasmalage umgeben sehen. Auf der höchsten Kernvorragung bildete das Protoplasma häufig sogar einen leichten Buckel (s. Fig. 10 u. 14).

Im Gegensatz zum Menschen konnten wir Längsfaltungen auf der unteren Seite der Kerne nicht beobachten.

Während beim Menschen oft auf grosse Strecken hin die Endothelzellen ihre seitliche Fühlung miteinander vollständig verloren hatten, war beim Rhesus-Affen diese meist vorhanden, so dass wir ganz gewöhnlich in der Wand eines auf grössere

Strecken hin verfolgbaren Abschnittes eines venösen Sinus auch nicht die kleinsten Öffnungen finden konnten (s. Fig. 13). Allerdings fanden wir auch hie und da die Zellgrenzen durch grössere oder kleinere Öffnungen unterbrochen (s. Fig. 15). Die grösseren Öffnungen erstrecken sich meist nur von Circulärfaser zu Circulärfaser, als ob sich hier ein Leucocyt durchgezwängt hätte und nachträglich ein Verschluss nicht wieder eingetreten wäre.

Wie schon weiter oben angedeutet, haben wir von einer Membran, welche zwischen Endothel und Circulärfasern liegen müsste, nichts entdecken können. Die Basalplatten sind nicht etwa als Teile einer solchen aufzufassen; sie gehören nur der Längsfaser, d. h. also dem mittleren verdichteten Längsprotoplasmastreifen der Endothelzellen an. Sie erstrecken sich also nicht auf die hellen seitlichen Protoplasmastreifen und werden durch die Circulärfasern unterbrochen.

Die Circulärfasern verhalten sich morphologisch sowohl als färberisch wie diejenigen beim Menschen, d. h. sie sind drehrund und unter sich gleich dick, doch ist ihre Dicke zum Teil erheblich geringer als beim Menschen. Auch sie sind als ein Teil des allgemeinen Reticulums aufzufassen.

Das Durchwandern von Leucocyten durch die Sinuswand findet beim Rhesus-Affen ebenso reichlich statt wie beim Menschen. Häufig fanden wir an Querschnitten im Lumen nicht ein einziges rotes Blutkörperchen, wohl aber mehrere Leucocyten, zu denen noch andere sich hinzudrängten (s. Fig.9). Dies scheint uns fast ausschliesslich auf Einwandern von Leucocyten zu deuten. Vielleicht findet eine solche auch noch kurze Zeit nach dem Tode statt.

Schlussbetrachtung.

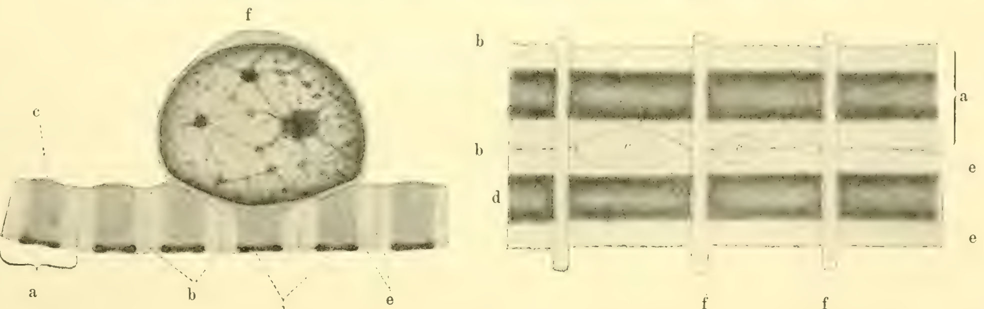
(Siehe nebenstehende Schemata.)

Die Verhältnisse, welche wir an der Wand der venösen Sinus beim Menschen und Rhesus-Affen gefunden haben, haben so vieles Übereinstimmende, dass wir unsere Schlussfolgerungen für beide geltend festlegen können.

Die Wand der venösen Capillaren besteht aus schmalen langgestreckten Endothelzellen, welche mit einem circulären bindegewebigen Fasersystem verbunden sind. Jede Endothelzelle besteht aus einem über die ganze Länge der Zelle sich erstreckenden mittleren verdichteten Protoplasmastreifen (Längsfaser), sowie aus je einem auf jeder Seite der Längsfaser gelegenen, sehr zart gebauten und schwach färbbaren Seitenstreifen. Beide Seitenstreifen sind aber nur dann erkennbar, wenn die Endothelzellen seitlich Fühlung miteinander haben. Man erkennt dann, dass die Längsfaser die ganze Höhe der Endothelzelle einnimmt, also von der freien, dem Gefässlumen zugekehrten Oberfläche bis zu der an der Peripherie gelegenen Basalfläche reicht. Die Seitenstreifen besitzen (am besten beim Rhesus-Affen erkennbar) so ziemlich die gleiche Höhe wie die Längsfasern. An der Basis der Endothelzellen finden sich (wahrscheinlich nur an der Längsfaser) zahlreiche, gleich weit voneinander entfernte Querrinnen von halbkreisförmigem Querschnitt, in welche die Circulärfasern eingelassen sind. Auf der gleichen Seite bemerkt man auf die Längsfasern beschränkte, von Querrinne zu Querrinne sich erstreckende, mit Eisen-Hämatoxylin sich fast schwarz färbende, im übrigen stärker lichtbrechende Protoplasmaverdichtungen (Basalplatten), deren Seitenränder leicht verdickt und deshalb dunkler färb-



Textfigur 1.
Schema einer Endothelzelle der venösen Sinus vom Menschen und Rhesus-Affen. Seitenansicht. a Basalplatten, b Querschnitte der die Circulärfasern aufnehmenden Querrinnen. c Kern.



Textfigur 2.
Schematische Querschnitte von Endothelzellen des Menschen und Rhesus-Affen. a Querschnitt einer Endothelzelle, b Zellgrenzen, c verdichteter mittlerer Längsstreifen (Längsfaser), d Basalplatten der Längsfasern, e helle Seitenstreifen der Endothelzellen, f Kern nur einer Endothelzelle angehörig.

Textfigur 3.
Schematischer Flachschnitt der Sinuswand von aussen. a Endothelzelle, b Zellgrenzen, c Lücken zwischen den Endothelzellen, d verdichteter mittlerer Längsstreifen (Längsfaser) mit Basalplatten, e helle Seitenstreifen der Endothelzellen, f Circulärfasern.

bar sind. Es handelt sich augenscheinlich um eine cuticulaartige Verdichtung der Längsfasersubstanz.

Der Kern liegt exzentrisch auf der Lumenseite der Endothelzelle und bewirkt hier eine starke Auftreibung derselben, derart, dass der kernhaltige Zellteil sich über die Nachbarzellen mehr oder weniger herüberschiebt. Der Kern ist allseits von einer, wenn auch sehr dünnen Protoplasmaschicht umgeben, welche beim Rhesus-Affen auf dem höchsten Punkt etwas dicker ist als an den Seiten.

Ursprünglich sind die Endothelzellen allseits zu einem geschlossenen Rohr miteinander verbunden, was besonders beim Rhesus-Affen hervortritt, vielleicht weil es sich um ein noch junges Tier handelte. Unter günstigen Verhältnissen lassen sich die Zellgrenzen resp. Berührungsebenen durch die ganze Endotheldicke erkennen. An vielen Stellen jedoch, beim Menschen sogar in ausgedehntester Weise, hat eine Zelltrennung stattgefunden und zwar teils in Gestalt von kleinen, länglichen Öffnungen, welche dann immer Unterbrechungen der Verwachsungsebenen bilden, teils von ausgedehnten Spalten. In letzterem Falle ist von den hellen seitlichen Protoplasmastreifen nichts mehr wahrzunehmen, während die eigentlichen Längsfasern an Breite etwas zugenommen haben.

Von einer besonderen Basalmembran konnten wir nichts erkennen.

Die Circulärfasern bestehen aus leimgebender Substanz oder sind doch nah mit solcher verwandt.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, auch an dieser Stelle Herrn Prof. Dr. K. W. Zimmermann für die Anregung zu dieser Arbeit und die freundliche Beihilfe, welche er mir in Rat und Tat hat zuteil werden lassen, meinen besten Dank auszusprechen.

Literaturverzeichnis.

1. Bannwarth, Untersuchungen über die Milz. I. Die Milz der Katze. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 38. 1891.
2. Billroth, Zur normalen und pathologischen Anatomie der menschlichen Milz. Virchows Arch. Bd. 20. 1861.
3. — Neue Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Milz. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. 11. 1862.
4. Böhm, Lehrbuch der Histologie. 1898.
5. — Über die capillaren Venen Billroths der Milz. Festschr. z. 70. Geburtstag von L. v. Kupffer. 1899.
6. Carlier, The minute structure of the reticulum in the cat's spleen. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. 29. 1895.
7. v. Ebner, Über die Wand der capillaren Milzvenen. Anat. Anz. Bd. 15. 1899.
8. — Koellikers Handbuch der Gewebelehre des Menschen. Bd. 3. 1899.
9. Fenenko, Über die Drüsensubstanz der Milz. Petersburg 1866. (Russisch).
10. Frey, Handbuch der Histologie und Histochemie des Menschen. 1874.
11. Helly, Die Blutbahnen der Milz und deren funktionelle Bedeutung. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 61. 1902.
12. Henle, Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen. Bd. 2. 1873.
13. His, Beiträge zur Kenntnis der zum Lymphsystem gehörigen Drüsen. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. 11. 1862.
14. Hoehl, Zur Histologie des adenoiden Gewebes. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1897.
15. — Über die Natur der circulären Fasern der capillaren Milzvenen. Anat. Anz. Bd. 17. 1900.
16. Hoyer, Über den Bau der Milz. Morphol. Arbeiten. Bd. 3. 1894.
17. — Zur Histologie der capillaren Venen in der Milz. Anat. Anz. Bd. 17. 1900.
18. Key, Zur Anatomie der Milz. Virchows Arch. Bd. 21. 1861.
19. Koelliker, Handbuch der Gewebelehre. 5. Aufl. 1867.

20. Kowalewsky, Über die Epithelialzellen der Milzvenen. Virchows Arch. Bd. 19. 1860.
21. Kultschitzky, Zur Frage über den Bau der Milz. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 46. 1895.
22. Kyber, Über die Milz des Menschen und einiger Säugetiere. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. 6. 1870.
23. Lebedjoff, Untersuchung amyloider Milz etc. Rudneffs Journal f. normale und pathol. Anat. u. klin. Med. 1873. (Russisch).
24. Legros et Robin, Rate. Dictionnaire des sciences médicales. 1874.
25. Lherell. 1902.
26. Livini, Sulla distribuzione del tessuto elastico in vari organi del corpo umano. 4a Nota. Monit. zoolog. ital. Vol. 10. 1899.
27. Mall, The architectur and blood-vessels of the dog's spleen. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. Bd. 2. 1900.
28. Müller, W., Über den feineren Bau der Milz. Leipzig 1865.
29. Oppel, Über Gitterfasern der menschlichen Leber und Milz. Anat. Anz. Bd. 6. 1891.
30. Rindfleisch, Über die Wandungen der capillaren Milzvenen. Berl. klin. Wochenschr. Nr. 45. S. 544. 1872.
31. Robertson, A contribution to splenie histology. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. 20. 1885.
32. v. Schumacher, Das elastische Gewebe der Milz. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 55. 1900.
33. — Über die Natur der circulären Fasern der capillaren Milzvenen. Anat. Anz. Bd. 18. 1900.
34. Schweigger-Seidel, Untersuchungen über die Milz. II. Abt. Virchows Arch. Bd. 27. 1863.
35. Sechtem, Zur normalen und amyloiden Milz. Inaug.-Dissert. Bonn 1875.
36. Sokoloff, Über die venöse Hyperämie der Milz. Virchows Archiv. Bd. 112. 1888.
37. Thoma, Über die Blutgefässe der Milz. Verhandl. d. anat. Gesellsch. in Basel. 1895.
38. Thomé, Die Kreisfasern der capillaren Venen in der Milz. Anat. Anz. Bd. 19. 1901.
39. Tigri, Nuova disposizione dell' apparecchio vascolare sanguigno della milza umana. Bologna 1847.
40. Weidenreich, Das Gefässsystem der menschlichen Milz. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. 28. 2. H. 1901. Bonn.
41. Whiting, On the comparative histology and physiology of the spleen. Transactions of the R Society of Edinbourgh 1897.
42. Wicklein, Untersuchungen über den Pigmentgehalt der Milz bei verschiedenen physiologischen und pathologischen Zuständen. Virchows Arch. Bd. 124. 1891.
43. Woronin, Eine neue histologische Methode. Arbeiten aus der therapeut. Klin. von Prof. Popoff. Moskau 1898. (Russisch).

Figurenerklärung.

Sämtliche Figuren stellen Teile der Wand von venösen Sinus der Milz dar, und zwar Fig. 1—8 vom Menschen und Fig. 9—15 vom Rhesus-Affen. Sämtliche Präparate waren mit Eisen-Hämatoxylin gefärbt und mit Ausnahme von 7 mit Säurefuchsin oder nach van Gieson nachgefärbt. Sämtliche Figuren sind unter Anwendung Seibert, apochromatischer Ölimmersion 2 mm comp. Oc. 8 und Abbeschen Zeichenapparat auf dem Tisch entworfen. Vergrösserung ca. 1500.

Fig. 1. Querschnitt eines venösen Sinus vom Menschen. Die Endothelzellen hängen allseits zusammen. Verwachsungsebenen als rauhe Linien erkennbar (a). Längsfasern (b) dunkler gefärbt als die seitlichen Protoplasmastreifen (c). Basalplatten als schwarze in der Mitte etwas dünnere Striche erkennbar (d). Die beiden Endothelzellkerne zeigen auf der der zugehörigen Längsfaser aufliegenden Seite je eine quergeschnittene Längsfurche (e). Durchwandernder Leucocyt (f).

Fig. 2. Mensch. Längsschnitt einer Endothelzelle aus einem ausgepinselten Präparat. Basalplatten schwarz (a). Die Circulärfasern (b) sind grösstenteils aus den tiefen basalen Einkerbungen (c) herausgerissen.

Fig. 3. Mensch. Teil einer Endothelzelle etwas schräg von der basalen Seite gesehen. Die Enden der Basalplatten resp. die Ränder der Einkerbungen sind etwas aufgebogen.

Fig. 4, 5 und 6. Mensch. Man erkennt die Zellgrenzen in den hellen zwischen den dunkleren Längsfasern gelegenen Protoplasma-Abschnitten. In Fig. 5 und 6 sind die seitlichen Zellverbindungen durch einzelne längliche Lücken unterbrochen. Die Kerne gehören je zu einer Längsfaser resp. Endothelzelle. Die dunkleren Längsstreifen in verschiedenen Kernen sind Längsfaltungen der Kernmembran. In Fig. 4 sind die bindegewebigen Ringfasern von der Fläche, in Fig. 6 in Schrägschnitt gesehen.

Fig. 7. Mensch. Schwach differenziertes Eisen-Hämatoxylinpräparat. Die Endothelzellen haben teils auf grossen Strecken hin ihre Fühlung verloren,

teils sind nur vereinzelte feine Öffnungen zwischen ihnen vorhanden, teils hängen sie noch fest miteinander zusammen.

Fig. 8. Mensch. Schrägschnitt eines venösen Sinus. Die Endothelzellen hängen überall seitlich zusammen. Zellgrenzen (a) erkennbar. Die beiden Endothelzellkerne zeigen auf ihrer basalen Seite eine resp. zwei Einfaltungen ihrer Membran. b rote Blutkörperchen, c Ringfaser.

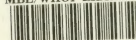
Fig. 9. Venöser Sinus vom Rhesus-Affen quer getroffen. a Querschnitte der Längsfasern resp. Basalplatten (schwarze Striche). b durchwandernde Leucocyten.

Fig. 10 und 11. Rhesus-Affe. Venöser Sinus quer getroffen. Fig. 10 hohe Endothelzellen. Fig. 11 niedrige Endothelzellen. Die Kerne der Endothelzellen sind deutlich von Protoplasma umgeben. a Zellgrenzen, b Basalplatten, c Ringfasern.

Fig. 12 und 13. Rhesus-Affe. Flächenansicht der Wand eines venösen Sinus. Zellgrenzen deutlich punktiert, Längsfaser der Endothelzellen dunkel, seitliche Protoplasmastreifen hell. In Fig. 12 sind die Endothelzellen breiter als in Fig. 13. l Leucocyt.

Fig. 14. Rhesus-Affe. Sinuslängsschnitt. Kerne allseits von Protoplasma umgeben. Rechts (Flächenansicht) Zellgrenzen als körnige Linien erkennbar. (a), Circulärfasern (b) in Querschnitt, c Basalplatten, l durchwandernder Leucocyt.

Fig. 15. Rhesus-Affe. Sinuswand in Flächenansicht. Längsfaser der Endothelzellen dunkel. Seitenstreifen hell. Zellgrenzen punktiert (a), an zwei Stellen je durch eine längliche Lücke unterbrochen (b). Circulärfasern (c) in Flächenansicht.


MBL/WHOI LIBRARY
WH 1AYT .